Die mechanischen Ursachen für die » regelmässige Anordnung der « Teilungswände in Pflanzenzellen.

Von der
K. Technischen Hochschule zu München
zur Erlangung der Würde eines
DOKTORS DER TECHNISCHEN WISSENSCHAFTEN
genehmigte Dissertation.

Vorgelegt von
Diplom-Ingenieur **Karl Habermehl**
Kaiserslautern.

Referent:
Dr. Karl Giesenhagen.

Korreferent:
Dr. Hermann Ebert.

Tag der mündlichen Prüfung: 20. März 1909.

1909.
Thiemesche Druckereien G. m. b. H., Kaiserslautern.

Die mechanischen Ursachen für die » regelmässige Anordnung der « Teilungswände in Pflanzenzellen.

Von der
K. Technischen Hochschule zu München
zur Erlangung der Würde eines
DOKTORS DER TECHNISCHEN WISSENSCHAFTEN
genehmigte Dissertation.

ACAD. LAND.BAU BIBL.

Vorgelegt von
Diplom-Ingenieur **Karl Habermehl**
Kaiserslautern.

Referent:
Dr. Karl Giesenhagen.

Korreferent:
Dr. Hermann Ebert.

Tag der mündlichen Prüfung: 20. März 1909.

1909.
Thiemesche Druckereien G. m. b. H., Kaiserslautern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555418_0069

I.

Um die Mitte des vorigen Jahrhunderts erschienen zahlreiche Abhandlungen, welche sich mit der Untersuchung von Vegetationspunkten mit und ohne Scheitelzellen, mit Zellteilungen in Sporenkeimen, jungen Haaren und anderen, aus embryonalem Gewebe bestehenden, Pflanzenorganen befaßten. Diese aus verschiedenen Gründen angestellten Untersuchungen förderten gewissermaßen als Nebenprodukt die Tatsache zutage, daß die Zellen des Urmeristems jüngster Pflanzenteile bestimmte Anordnung zeigen, daß sie nicht ordnungslos durcheinander liegen, wie man wohl früher annahm, sondern daß sie in jedem Organe in bestimmter Reihenfolge und räumlicher Orientierung entstehen.

Bereits 1845 zeigte Nägeli bei den Scheitelzellen gewisser Kryptogamen, wie aus ihren Segmenten durch weitere Teilungen das ganze Gewebe nach festen Regeln entsteht. In vielen anderen Fällen, auch beim Fehlen der Scheitelzelle ist die Regelmäßigkeit im Baue des embryonalen Gewebes nachgewiesen worden.

Zunächst trat diese Gesetzmäßigkeit bei jedem einzelnen Objekte verschieden zutage, oder wies nur bei einer begrenzten Formenreihe Übereinstimmung auf. Im Laufe der Zeit haben nun verschiedene Forscher den Versuch gemacht, einen übersichtlichen, allgemein giltigen Ausdruck für die zwischen Wachstum und Zellteilung bestehenden ursächlichen Beziehungen aufzustellen. Als Erster war es Hofmeister,[1]) der die offensichtliche Regelmäßigkeit im Bau des embryonalen Gewebes unter ein zusammenfassendes Gesetz zu vereinen suchte. Im Jahre 1863 stellte er den

[1]) Hofmeister: Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen über die Entwicklung höherer Kryptogamen. Pringsh. Jahrb. Bd. III, 1863, pag. 259.

Satz auf: „Die Stellung der neuentstehenden Scheidewand ist durch das vorausgegangene Wachstum der Zelle genau bestimmt: die teilende Wand steht ausnahmslos senkrecht zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachstums der Zelle. Wohlgemerkt, nicht senkrecht zum größten Durchmesser der Zelle, der mit der Richtung des stärksten Wachstums nicht zusammenzufallen braucht und in sehr vielen Fällen in der Tat auch nicht mit ihr zusammenfällt."

Die gleichen Anschauungen kehren in Hofmeisters: „Lehre von der Pflanzenzelle"[1]) wieder. Doch ist in den seit 1863—1878 erschienenen Werken diese Frage nirgends nachgeprüft und eingehend behandelt worden. Sie wurde allgemein im Hofmeisterschen Sinne als erledigt angesehen. Hofmeister selbst erblickt in der Regelmäßigkeit im Bilde der Zellengewebe ein Naturgesetz, dessen ursächliche Begründung er nicht im Auge hat und begnügt sich mit der bloßen Konstatierung seines Satzes.

1878 erfuhren die Angaben Hofmeisters von Sachs[2]) eine Kritik. Er erklärt die Hofmeistersche Ansicht als unzutreffend. Im Gegensatz zu Hofmeister läßt Sachs vorerst die Wachstumsrichtung außer Betracht, ebenso die zeitliche Reihenfolge in der Bildung der Teilungswände und versucht nun, ob sich nicht eine allgemein giltige geometrische Beziehung der verschiedenen Wandrichtungen unter sich und mit der Umfangsform des Organs auffinden lasse.

Gestützt auf die vielen Abbildungen von Vegetationspunkten, wie sie aus den Arbeiten[3]) nach der Suche einer Scheitelzelle zur Verfügung standen, fand Sachs[4]) diesen allgemein giltigen Satz in der „rechtwinkligen Schneidung der Wände des Urmeristems unter sich und mit der Umfangswand", d. h. er war der Ansicht, daß die regelmäßige,

---

[1]) Handbuch der physiol. Botanik, Bd. I, Leipzig 1867.

[2]) „Gesammelte Abhandlungen", Leipzig 1893. 39 und 40. pag. 1068.

[3]) Hanstein, Kramer, Nägeli, Warming, Pfeffer, Strasburger usw.

[4]) l. c. pag. 1069. Über die Anordnung der Zellen in jungen Pflanzenteilen. Anm. 2.

rechtwinklige Schneidung der jungen Zellwände immer stattfindet aus unbekannten Gründen. Dabei weist Sachs[1]) im voraus darauf hin, „daß viele Bilder von Zellgeweben diese Regelmäßigkeit gar nicht mehr aufweisen, sondern daß die Wände durch Wachstum verschoben sind, trotzdem sie ursprünglich rechtwinklig angelegt wurden". „Die hie und da vorkommende regelmäßige Verschiebung des Zellnetzes," so fährt er fort, „kann wohl aus einem rechtwinkligen Netz entstanden sein, denn die Verschiebung erklärt sich daraus, daß die einzelne Zelle dem Wachstum des gesamten Organs untergeordnet ist. Jedoch die Mehrzahl der Gewebebilder weist noch die regelmäßige senkrechte Schneidung der Wände auf, und wahrscheinlich ist hier noch keine Verschiebung durch Wachstum eingetreten." Sachs legt geometrische Schablonen den Bildern unter, und sieht die Berechtigung für diese Annahme darin, daß dabei die kleinen Wandverschiebungen, die später mehr und mehr sich ausgleichen, vernachlässigt werden, da sie nur geeignet seien, das Gewebebild zu trüben, und gegenüber der sich zeigenden Regelmäßigkeit doch nur geringe Abweichungen im allgemeinen darbieten.

Wie Sachs zu seiner Annahme gekommen ist, wird uns verständlich, wenn wir die ungemein zahlreichen Fälle, wo rechtwinklige Schneidung in Meristemen stattfindet, und die sich bietenden, fast mathematisch genauen, Bilder betrachten. Sein Satz von der rechtwinkligen Schneidung ist von sehr häufiger Giltigkeit, wohlgemerkt von keiner allgemeinen Geltung, was Sachs aber keineswegs übersah. Über das ursächliche Zustandekommen der rechtwinkligen Schneidung hat sich Sachs allerdings auch nicht eingehend geäußert, doch weist er schon darauf hin, daß dieselbe auf mechanischen Ursachen[2]) beruhen müsse, dabei könnten Kräfte, die während der Teilung in Tätigkeit treten, die Richtung der neuentstehenden Wand von ihrer normalen Lage ablenken. Noch im nämlichen Jahre versuchte Kienitz

[1]) A. a. O. „Über Zellenanordnung und Wachstum."
[2]) l. c. 1 pag. 1137.

Gerloff bei seinen Arbeiten[1]) den Sachs'schen Satz zu prüfen. Er sagt, es sei unbestreitbar, „daß morphologisch ganz verschiedene Organe nach ganz gleichen Gesetzen ihr Zellhautgerüst bilden". Was den Sachs'schen Satz anbelangt, so weist er auf einige im Bereiche seiner Arbeit liegende Vorkommnisse hin, bei denen keine rechtwinkligen Schneidungen auftreten, und die sich aus den von Sachs aufgestellten Gesetzen allein wenigstens nicht erklären lassen. Als wichtigen Faktor läßt Kienitz Gerloff, wie wir später im Kapitel V sehen werden, bei der Zellteilung neben dem Wachstum noch die Vererbung gelten. Er hebt besonders hervor, daß Sachs auf diese Tatsache wenig Wert lege. Den Sachs'schen Satz bezeichnet er als eine wohl weitgreifende Regel, aber er sieht in ihm kein allgemein giltiges Gesetz.[2])

In späteren Jahren hat Sachs[3]) auf die Beziehung hingewiesen, die zwischen Kernteilung und Wandrichtung besteht, indem er angibt, daß „jede neue Wand die caryolytische Figur oder die Kernspindel rechtwinklig schneidet." Er war also offenbar der Meinung, daß die Kernspindel mit ihrer Äquatorialebene direkt die Richtung andeute, welche die neue Zellwand einnehmen muß. Wir werden später sehen, daß diese Anschauung den tatsächlichen Erscheinungen häufig nicht entspricht.

1886 kamen ziemlich gleichzeitig die beiden Botaniker Berthold[4]) und Errera[5]) auf den Gedanken, den ursächlichen Zusammenhang der Gesetzmäßigkeit klarzulegen, und eine Erklärung der Erscheinungen auf mechanischer Grundlage zu geben.

---

[1]) Kienitz Gerloff: „Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmoos-Kapsel und die Embryo-Entwicklung einiger Polypodiaceen", Botan. Ztg. 1878, pag. 58.

[2]) pag. 59.

[3]) J. Sachs: Physiolog. Notizen II, „Beiträge zur Zellentheorie", Flora 1892, pag. 57 oder Naturwissenschaftliche Rundschau pag. 179/80.

[4]) Berthold: „Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886"

[5]) Errera: „60. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Wiesbaden. 24. IX. 1887."

Die Gesetze, von denen beide Forscher ausgehen, sind die von Plateau[1]) und dessen Schülern abgeleiteten Sätze über die Molekularkräfte in Flüssigkeiten und Flüssigkeitslamellen. Daß die Molekularstatik der Flüssigkeiten, besonders diejenigen Erscheinungen, welche von der sogenannten Oberflächenspannung abhängen, für die gesamte Physiologie von Bedeutung sein könnten, darauf wiesen 1886 neben Berthold und Errera, Leblanc und Fuchs unabhängig von einander hin.

Die erste Aufgabe einer Zellenmechanik wird nun die sein, einwandfrei nachzuweisen, welchen Aggregatszustand der Träger der Lebenserscheinungen, das Protoplama besitzt. Beide Forscher betrachten das Plasma als schleimig-flüssige Masse. Errera nimmt an, daß die junge Wand im Entstehungszustande dünn, weich, plastisch und veränderlich in Bezug auf die gegenseitige Lege ihrer einzelnen Teilchen sei. Das umgebende gleichartige und gleich dichte Medium vermindert noch die Wirkung der Schwere. Daher müsse die junge Wand „als in allen maßgebenden Eigenschaften einer Flüssigkeitslamelle homolog, diejenige Gestaltung annehmen, welche eine Flüssigkeitslamelle unter denselben Umständen annehmen würde. Dabei legt Errera die Ansicht zu Grunde, daß die junge Wand von vornherein als Lamelle den Zellraum durchsetze, und an den alten Zellwänden der Mutterzelle gleite. Als den allgemeinsten Ausdruck für die Gesetzmäßigkeit der Anordnung der Teilungswände gibt Errera an, daß die Teilungswand in jedem Falle eine Fläche minimae areae sein müsse.

Wie Errera betrachtet auch Berthold das Plasma als schleimig-flüssige Masse und versucht auf dieser Grundlage die Protoplasmaprobleme eingehend durchzuarbeiten. Als wirksame Kräfte nimmt auch er die Oberflächenspannungen an. Doch läßt er, im Gegensatz zu Errera, die Lage der neuen Zellwand bedingt sein durch die Symmetrieverhältnisse, welche im Plasma der sich teilenden Zelle

[1]) Plateau: „Statique expérimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces moleculaires.“ 2. Bd. Paris 1873.

vorhanden sind, oder während der Teilung entstehen. Das ursprünglich einheitliche System wird nach seiner Ansicht in zwei neue Systeme geteilt, die zusammen den Raum der Mutterzelle einnehmen und sich in ihn zu teilen haben. Dabei, sagt Berthold, hat das von Sachs angenommene Gesetz der rechtwinkligen Schneidung oft Geltung, aber nur nach dem allgemeinen Prinzip der kleinsten Flächen. Außerdem weist Berthold darauf hin, daß das Sachs'sche Prinzip überall da unzutreffend sei, wo Zellen simultan in mehr als 2 Teile zerfallen. Aber diese Tatsache ist Sachs keineswegs entgangen.

Berthold's und Errera's Anschauungen haben 1891 von Zimmermann eine Kritik erfahren, in dessen Abhandlung „Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle."[1])

In seiner Arbeit setzt Errera voraus, daß die neue Wand von vornherein mit der alten Zellwand in Berührung stehe. Zunächst wendet sich Zimmermann gegen diesen Errera'schen Satz. Er führt an, daß die neue Zellwand durchaus nicht als Flüssigkeitslamelle aufgefaßt werden muß, daß dies sicher da nicht zutreffend sei, wo, wie bei Spirogyra und Cladophora, die junge Teilungswand zuerst als ein an der Aussenwand angesetztes Diaphragma auftritt, das sich nach innen verbreitert, bis die Mittelöffnung geschlossen ist. Für eine Flüssigkeitslamelle ist es unmöglich, ein Diaphragma zu bilden, wenn nicht am innern Rand ein starres Widerlager dem Bestreben der Membrane das Loch zu vergrößern, entgegenwirkt.

Zimmermann führt ferner an, daß auch die von Treub[2]) beschriebene „succedane Querwandbildung" in Pflanzenzellen, bei welcher die junge Zellwand an einer Wand der Mutterzelle angelegt ist, und successive von da aus durch die ganze Zelle wächst, gegen Errera's Ansicht spricht.

Denn solange die Lamelle noch gar nicht ganz gebildet sei, könne auch in ihr keine Oberflächenspannung

---

[1]) Tübingen 1891, Heft 2, pag. 159.

[2]) Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Amsterdam 1878.

wirken. Mit Nachdruck weist Zimmermann darauf hin, daß die neue Zellwand in den häufigsten Fällen ganz bestimmt zur Kernfigur gelagert ist, und daß sich schon lange vor dem Auftreten der neuen Wand aus der Stellung der Kernfigur schließen lasse, welche Richtung die neue Membrane einnehmen muß. Ähnliche Ansichten äusserte wie oben gesagt, 1 Jahr später Sachs.[1])

Berthold's Ansichten gegenüber sagt Zimmermann, daß dieselben keine ursächlichen mechanischen Erklärungen der Erscheinung darbieten, sondern nur aus Erfahrungstatsachen abgeleitete Regeln sind. Denn Berthold sage ausdrücklich, daß die junge Wand keine flüssige Lamelle ist, und er könne daher keine Oberflächenkräfte heranziehen, die in einer solchen Lamelle wirksam sind. Zimmermann faßt seine Ansicht dahin zusammen, daß das Sachs'sche Gesetz wie das Errera-Berthold'sche von häufiger Geltung sei, wobei das Prinzip der minimae areae nur eine Erweiterung des Sachs'schen Gesetzes von der rechtwinkeligen Schneidung bedeute. Aber mehr als ein mehr oder weniger umfassender Ausdruck für diese wichtigen Erscheinungen sei keines dieser Gesetze und das Prinzip der minimae areae sei zur Zeit einer mechanischen Begründung gänzlich unzugänglich.

Unter der Leitung Erreras hat 1893 De Wildeman[2]) das Problem aufs neue aufgegriffen. Seine Arbeit richtet sich gegen die von Zimmermann erhobenen Einwände und sucht nach deren vermeintlichen Zerstreuung alle angeführten Fälle auf das Errera'sche Prinzip zurückzuführen.

Dem von Zimmermann erhobenen Einwand, daß bei Spirogyra und Cladophora die neue Wand diaphragmenartig an die Mutterzellwand angelegt sei und deshalb nicht als Flüssigkeitslamelle betrachtet werden könne, begegnete De Wildeman mit dem Hinweis auf einen von Van der Mensbrugghe angestellten Versuch. Dieser Ver-

[1]) J. Sachs. Physiolog. Notizen II. „Beiträge zur Zellentheorie" Flora 1892. pag. 57. konf. S. 4.

[2]) De Wildeman: „Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires", Brüssel 1893.

such zeigt, daß auch eine Seifenwasserlamelle ein Diaphragma bilden kann, wenn am innern Rand des Diaphragmas ein festes Widerlager, z. B. eine Schlinge aus einem Seidenfaden vorhanden ist. Dabei kann man wieder die geschlossene Lamelle herstellen, wenn man die Schlinge zusammenzieht. Einen ähnlichen Versuch machte De Wildeman zum Vergleich mit der von Zimmermann angeführten succedanen Wandbildung.[1]) Dabei muß wieder ein festes Widerlager dem Bestreben der Lamelle, sich zusammenzuziehen, entgegenwirken.

Doch alle diese Versuche können keine Widerlegung der Zimmermann'schen Ansicht sein, denn alle besonderen Bedingungen, unter denen sich die Lamellen bei den erwähnten Versuchen befinden, fehlen in den Pflanzenzellen, und De Wildeman macht nicht einmal den Versuch, die Annahme zu stützen, daß bei den Zellen von Spirogyra, die Zimmermann anführt, ein solches Widerlager vorhanden sei. Eine haltbare ursächliche Erklärung der Erscheinung brachte also auch die De Wildeman'sche Arbeit nicht. Dagegen ist eine Ergänzung des Errera'schen Satzes darin zu finden, daß De Wildeman nachwies, es sei die Teilungswand nicht eine absolute, sondern nur eine relative kleinste Fläche im Hohlraum der Mutterzelle.

Im Jahre 1904 geht Jost in seinen „Vorlesungen über Physiologie“[2]) auf die Entwicklung und den zeitweiligen Stand der Frage ein. Er sagt, daß auf den ersten Blick die Zurückführung der Zellteilung auf die in den Plateauschen Versuchen wirksamen Kräfte, welche seinen Gesetzen zu Grunde liegen, verlockend sei, daß aber bis jetzt noch keine umfassende, erschöpfende Erklärung der Zellbildung gegeben werden konnte, und daß die Ursachen der Übereinstimmung der Zellwandanordnung mit den Plateau'schen Regeln noch ganz unklar sind.

Bis daher haben wir also keine haltbare ursächliche Erklärung dieser Erscheinungen, doch haben wir eine

[1]) Vgl. einen Versuch von Boys, Seifenblasen, Leipzig 1893. pag. 21.

[2]) Jena 1904, pag. 329.

Formel von mehr oder minder ausgedehnter Giltigkeit in dem Sachs'schen Satz und der von De Wildemann erweiterten Errera'schen Anschauung.

Die Arbeiten dieser Forscher haben bewiesen, daß eine Regelmäßigkeit im Bau der Gewebe herrscht, daß ferner die molekular-physikalischen Gesetze für Flüssigkeiten bei all den übereinstimmenden Erscheinungen irgendwie beteiligt sein müssen.

Im Jahre 1905 versuchte nun Giesenhagen[1]), ob sich nicht eine erschöpfende Erklärung der Gesetzmäßigkeit auf physikalischer Grundlage geben lasse. Denn daß die in den Plateau'schen Versuchen wirksamen Kräfte auch beim Zellteilungsvorgang beteiligt sind, könne nicht bezweifelt werden. In seiner Arbeit „Studien über Zellteilungen im Pflanzenreiche" bringt Giesenhagen eine Kritik aller bisher erschienenen und von uns schon zitierten Werke. Indem er sich auf den Standpunkt Zimmermanns stellt, weist er vor allem De Wildemans Arbeit zur Rettung der Errera'schen Ansichten zurück und sagt, daß sie nur eine Erweiterung der Errera'schen Arbeit bedeute, doch keine Widerlegung der Zimmermann'schen Einwürfe. Dabei verweist er darauf, daß alle diese Vorbedingungen welche nötig sind um die Seifenlamellen beim Van der Mensbruggh'schen Versuch zu ihrem Verhalten zu veranlassen, im Pflanzenreiche fehlen.

Daß z. B.[2]) beim Diaphragma der Spirogyrazellen von keinem Widerlager am innern Rande die Rede sein könne, sei bekannt, denn bei der Plasmolyse trete klar hervor, daß gerade der innere Rand am schwächsten ausgebildet sei. Ferner macht Giesenhagen darauf aufmerkram, daß alle diejenigen Fälle mit dem Errera'schen Prinzip nicht zu erklären seien, wo die junge Wand ohne Verbindung mit der Mutterzellwand angelegt werde. Gleich Zimmermann gibt er zu, daß die neuen Wände ähnliche Stellungen und räumliche Beziehungen zeigen wie Flüssig-

[1]) Giesenhagen: „Studien über Zellteilungen im Pflanzenreiche", Stuttgart 1905.

[2]) pag. 7. s. W.

keitslamellen. Doch weist er entschieden, gleich Zimmermann, die Anschauung zurück, daß die in der neuen Wand herrschenden Spannungen die Einstellung der Wand bedingen könnten.

Berthold war nach Giesenhagens Ansicht der ursächlichen Erklärung der Sache am nächsten gekommen. Gleich Berthold nimmt Giesenhagen an, daß die Tochterplasmen zwei getrennte Systeme bilden. Anknüpfend an den Bertholdschen Satz, daß die neue Symmetrieebene der Tochteridioplasten eine Fläche minimae areae wird, läßt er endgiltig die Lamellentheorie, wie sie für Seifenblasen gilt, fallen und schlägt einen neuen Weg ein.

Errera und Berthold stellen ihre Fragen genau wie Plateau: „Gegeben ist ein Hohlraum von bestimmten Formen, mit festen Wänden, und darin ausgespannt eine gewichtslose Flüssigkeitslamelle. In welcher Lage ist diese Lamelle im Gleichgewicht?“

Giesenhagen[1]) formt seinen Satz so: „Gegeben ist ein Hohlraum mit starren Wänden und in demselben zwei sich innig berührende, den Hohlraum gänzlich erfüllende Flüssigkeitsmengen von gleicher Dichte und gleicher Adhäsion zur Wand des Hohlraums, in sich kohärent, aber untereinander nicht zusammenhängend, d. h. sich nicht mischend. Welche Lage muß die Berührungsfläche der beiden Flüssigkeitsmengen einnehmen, damit sich das System im Gleichgewicht befindet?“

Giesenhagen nimmt dabei die Mutterzelle nicht als absolut starr an, sondern er sagt nur, daß ihrer Umgestaltung durch innere Kräfte der Turgor und in den Geweben der Gegendruck der Nachbarzelle entgegenstehe.

Gleich Berthold und Errera faßt auch er das Plasma als schleimig-flüssige Masse auf, auf das die hydromechanischen Gesetze wohl Geltung haben können. Auch seien Dichtigkeit und Adhäsion zur Mutterzellwand in den Tochterzellen im allgemeinen übereinstimmend. Ferner sagt Giesenhagen, daß man die Tochterplasmen während der Teilung als getrennte Systeme auffassen könne, wobei

[1]) l. c. pag. 10.

er insbesonders auf die Strasburgerschen[1]) Beobachtungen über Zellwandbildung und vorhergehende Trennung der Tochterzellen hinweist. Gleich Berthold und Errera hält er die Schwerkraft als Faktor beim Zustandekommen der neuen Zellwand für ausgeschaltet.

Seit Giesenhagens Arbeit sind zu der uns beschäftigenden Frage neue Aeusserungen in der Literatur nicht aufgetreten, im Gegenteil bringt Jost[2]) in der neuen Auflage seines schon genannten Werkes die Behandlung der Frage noch vom nämlichen Standpunkte aus, den er vor dem Erscheinen der Giesenhagenschen Arbeit einnahm. Ebenso findet sich auch in der neuesten Auflage des Strasburgerschen Lehrbuches der gegenwärtige Standpunkt der Frage ohne Rücksichtnahme auf die obenbesprochene Arbeit dargestellt.

Es dürfte daher nicht überflüssig erscheinen, die Frage aufs Neue in Angriff zu nehmen, und vor allen Dingen zu prüfen, ob die von Giesenhagen angeführten tatsächlichen Verhältnisse auch bei anderen als den von ihm benützten Objekten anzutreffen seien.

Es ist vielleicht von Interesse auf die Behandlung des Problems auf zoologischem Gebiete hinzuweisen. In den letzten Jahren hat man sich auch hier mit ähnlichen Arbeiten befaßt und ist zu Anschauungen gekommen, die denen Giesenhagens entsprechen. Da bei zoologischen Objekten Zellwände fehlen, kann die Einstellung der Furchungsrichtungen sicher nicht von Oberflächenkräften in einer Wandlamelle herrühren, wohl aber von einer Oberflächenspannung in der Berührungsfläche der beiden oder mehrerer Tochterplasmen.

1905 beschäftigt sich Rhumbler mit der Frage der Zellmechanik und äußert sich eingehend über die Wirkung der Oberflächenspannung. Bezeichnend dafür, daß man sich in neuerer Zeit wieder mit dieser Frage ernster befaßt und sie für wichtiger hält als man lange dachte, ist

---

[1]) Strasburger: „Die pflanzlichen Zellhäute“ Pringsh. Jahrb. f. wissenschaftliche Botanik, 31. pag. 514.

[2]) Jost 1908 pag. 316.

der Schlußsatz Rhumblers, „daß sich ganz gewiß noch die meisten Gestaltungsvorgänge im Formbildungsprozeß der Organismen vom Ei bis zum Tode in mechanisch verhältnismäßig einfacher Weise analysieren werden lassen".

Auch auf zoologischem Gebiete bemerkt man dieselbe Wandelung der Frage wie auf botanischem Gebiete. Wie Errera bei Pflanzenobjekten nimmt auch Roux bei den Furchungszellen an, daß die Selbstordnung und Vereinigung zweier solcher Furchungszellen nach den nämlichen Gesetzen zu erklären sei, wie sie Geltung haben für die Plateau'schen Flüssigkeitslamellen.

Die Anschauung Rouxs versucht Haidenhain damit zu widerlegen, daß Seifenblasen Hohlkugeln, Furchungszellen aber Vollkugeln seien. Doch geht der Verfasser so weit, daß er den Oberflächenspannungen eine ganz untergeordnete Bedeutung zuschreibt, und sich vor allem gegen Jensen, Bütschli und Rhumbler ausspricht. Im selben Jahr wenden sich noch Bernstein, Jensen und Rhumbler gegen Haidenhain und vertreten ähnliche Ansichten wie Giesenhagen auf botanischem Gebiete.

II.

Berthold, Errera, Giesenhagen, und auf zoologischem Gebiete Forscher wie Roux, Rhumbler, Jensen usw., haben als Grundlage ihrer Theorie angenommen, daß das Plasma, der Träger der Lebenserscheinungen, im großen ganzen als Flüssigkeit anzusehen sei. Auch andere Autoren, die sich in jüngster Zeit mit dem Probleme befaßten, kommen zu der Anschauung, daß das Protoplasma flüssig ist, weil es allen Gesetzen, denen Flüssigkeiten unterworfen sind, folge. Hingewiesen wird dabei insbesondere auf das Verhalten der nackten Protoplasmen von Rhizopoden, Myxomyceten und auf die Bewegungserscheinungen des Plasmas in behäuteten Zellen.

Wir dürfen daher im allgemeinen das Protoplasma hinsichtlich der Verschiebbarkeit seiner Teile als Ganzes einer Flüssigkeitsmenge von gleicher durchschnittlichen Dichte vergleichen.[1]) Der Ansicht Giesenhagens, daß die Zellwand als starr angenommen werden darf, kann bei der Einschränkung, die Giesenhagen selbst macht, nichts im Wege stehen. Er sagt nämlich ungefähr wörtlich: „In Wirklichkeit ist die Zellwand keineswegs als starr anzunehmen, doch ist sie hinsichtlich ihrer Form insofern stabil, daß ihrer Deformation durch innere Kräfte die Spannung durch den Turgor und in den Geweben der Gegendruck der Nachbarzellen entgegensteht. Eine Entspannung der Wand durch Wachstum und Turgorschwankungen in der Zelle selbst und im benachbarten Gewebe können allerdings sehr wohl eine Formveränderung herbeiführen, und das Zellwachstum ist ja hauptsächlich der Elastizität der Zellwand und der Verschiebbarkeit der

[1]) l. c. pag. 10. Giesenhagen: „Studien über Zellteilungen im Pflanzenreiche."

einzelnen Teilchen zuzuschreiben. Doch," fährt Giesenhagen weiter fort, „ist es fraglich, ob während des Zellteilungsvorganges überhaupt Verschiebungen der Zellwände durch Wachstum stattfinden, oder ob dieselben so beträchtlich sind, daß sie die Form der Mutterzelle wenigstens während des für uns in Betracht kommenden kurzen Zeitabschnittes der Zellteilung wesentlich verändern können."

Nach Giesenhagen scheint das einzig Schwierige in der Begründung zu liegen, daß „die beiden Tochterplasmen mit sich nicht mischenden Flüssigkeitstropfen verglichen werden können" (l. c. pag. 11). Doch weist er darauf hin, daß die neueren Beobachtungen von Strasburger[1]) einer solchen Annahme Berechtigung verleihen.

Strasburger gibt nämlich an, daß während eines bestimmten Stadiums der Zellteilung die in der Aequatorialebene entstandene Plasmahautschicht sich spaltet und die abschließenden Hautschichten für die beiden Schwesterzellen schafft. Nachträglich wird dann in dieser Spalte die junge Cellulosemembran ausgeschieden. Damit wäre aber während eines bestimmten Stadiums der Zellteilung auch die physikalische Selbständigkeit der beiden Plasmatropfen bewiesen.

Wie verhält sich nun aber die Sache bei der von Treub[2]) beschriebenen succedanen Wandbildung? Hier wird die Zellwand nicht gleich durch die ganze Zelle hindurch angelegt, sondern wächst allmählich von einer Zellwand aus zu der entgegengesetzten Zellwand hin.

Bei einiger Ueberlegung müssen wir aber zu dem Schluß kommen, daß auch hier dieselben physikalischen Bedingungen gegeben sind. In dem Teil der Zelle, wo die Kernfigur liegt, entsteht auch die Trennung der beiden Tochtersysteme; in dem andern Teil der Zelle hängt noch die ganze Plasmamasse zusammen und ist noch nicht selbständig getrennt im physikalischen Sinne.

---

[1]) Strasburger: „Die pflanzlichen Zellhäute".
[2]) Treub: Vergl. Literaturangabe pag. 6.

Es herrscht also in der zusammenhängenden Plasmamasse keine Oberflächenspannung und kein gegenseitiger Druck, wohl aber in jenem Teile der Zelle, wo die Selbstständigkeit der Tochterplasmen schon erreicht ist. Die Trennungsfläche wird sich also dort nach den physikalischen Gesetzen einstellen, da das noch nicht getrennte Plasma der Drehung keinen weiteren Widerstand entgegensetzt. Von dieser Gleichgewichtslage des jungen Zellwandteiles aus schreitet die weitere Ausbildung der jungen Wand vor. Immer mehr wird das Plasma gespalten und gezwungen, sich nach den physikalischen Gesetzen in seiner Gleichgewichtslage zu erhalten.

Demnach können wir uns in der weiteren Diskussion beschränken auf die Fälle, wo wir simultane Teilung haben. Wie schon die symmetrische Anordnung der Kernfigur zeigt, sind die beiden entstehenden Plasmahälften in den typischen Fällen einer normalen Zweiteilung annähernd von gleicher Größe. In bezug auf ihren Aggregatzustand sind die Hälften jedenfalls als gleich anzunehmen. Ferner werden sie nicht sehr verschieden sein in bezug auf ihre Dichte und Adhäsion zur Zellwand.

Wir hätten daher bei der Zellteilung zwei Flüssigkeitstropfen vor uns, von annähernd gleicher Dichte und Adhäsion zur Mutterzellwand, die den gegebenen Raum der Zelle lückenlos ausfüllen. Aeußere Kräfte, wie der Druck der elastisch gespannten Zellmembran und der Nachbarzellen, Temperaturschwankungen usw. wirken bei jeder beliebigen Lage der Berührungsflächen gleich stark und in gleichem Sinne auf beide Plasmatropfen ein. Das gilt auch von der einseitig wirkenden Schwerkraft. Sollte sie eine Verschiebung des Systems aus der durch die Richtung der Begrenzungsfläche gegebenen Lage bewirken, so müßte sie bei der einen Plasmahälfte stärker als bei der andern angreifen. Dies ist aber in keiner Lage des Systemes der Fall, weil beide Massen das gleiche spezifische Gewicht haben, und es kann sich demnach keine Resultante ergeben, welche die relative Lage der beiden Plasmahälften verändert.

Es fragt sich nun, ob und unter welchen Umständen die innern in den Plasmatropfen wirksamen Kräfte eine Lagenänderung der Begrenzungsfläche herbeiführen müssen, mit andern Worten, ob bei jeder beliebigen Lage der Begrenzungsfläche der beiden Plasmatropfen Gleichgewicht in dem System herrscht, oder ob es eine oder mehrere Gleichgewichtslagen für die Begrenzungsfläche gibt

Man kann diese Frage experimentell behandeln. Es kommt dabei darauf an, in einen Hohlraum mit starren Wänden in sich kohärente, aber sich nicht mischende Flüssigkeitstropfen von gleicher Dichte derart einzuschließen, daß der Hohlraum vollständig lückenlos ausgefüllt wird, und nun zu beobachten, ob in diesem System die Begrenzungsfläche immer eine bestimmte Ruhelage einnimmt.

Auf die Anregung und Angabe Giesenhagens hin griff ich zu folgenden Mitteln. Ich füllte Gummihülsen von Kinderluftballons leicht durch Aufblasen mit Luft, nachdem ich dieselben durch vorheriges starkes Aufblasen genügend elastisch gemacht hatte. Die leicht aufgeblasenen Gummihülsen wurden fest abgebunden, so daß ein Entweichen der Luft ausgeschlossen war. Von dem Gedanken ausgehend, daß bei Verminderung des äußeren Luftdruckes die Luft in den Hülsen sich ausdehnen und dieselben anspannen muß, brachte ich vier solche Hülsen in eine gewöhnliche Kochflasche, die ich dann langsam auspumpte. Damit die Gummihülsen leicht aneinander gleiten können, wurde Glycerin beigegeben.

Bei Verminderung des Luftdruckes schwollen die Hülsen mehr und mehr an, bis sie allmählich den ganzen Raum der Flasche lückenlos ausfüllten. Dabei fingen sie sehr bald an, aneinander hinzugleiten und sich ganz regelmäßig tetraëdrisch anzuordnen, so daß die gegenseitigen Berührungsflächen vier Ebenen bildeten, die einen Punkt gemeinsam hatten. Dabei konnten die Hülsen bei Anfang des Versuches durcheinander oder nebeneinander auf dem Boden der Flasche liegen, das Resultat blieb genau dasselbe. Immer zeigte sich das regelmäßig tetraëdrische

Bild, wie wir es im Pflanzenreich z. B. bei zahlreichen Sporenmutterzellen antreffen.

Um ferner zu untersuchen, wie sich solche Gummihülsen in zylindrischen Röhren, entsprechend einem Zellfaden, verhalten, legte ich in eine solche Röhre drei leichtgefüllte Hülsen nebeneinander, nachdem zuvor wieder Glycerin zugetan ward. Dabei ist darauf zu achten, daß beim Evakuieren die Luft aus den Räumen zwischen den einzelnen Hülsen entweichen kann, was ich dadurch erreichte, daß ich ein Glasröhrchen oder einen Glasstab mit Rille zwischen die drei Hülsen und die Glaswand schob.

Beim Evakuieren schwellen nun die einzelnen Ballonets an, und schließen sich in ihrer Berührungsfläche lückenlos zusammen. Die sich dabei ergebenden Flächen sind in diesem Falle Ebenen senkrecht zu der Rohrlängsachse.

Werden zwei gleich große Hülsen nebeneinander gelegt, daß ihre Berührungsfläche die Längsachse der Röhre enthält, so findet, wie der Versuch zeigt, eine Verschiebung beim Evakuieren nicht statt, vorausgesetzt, daß die Ballons annähernd gleiche Größe und Elastizität besitzen, da ja eine Gleichgewichtslage von allem Anfang an gegeben ist.

Man wird einwenden: „Dürfen wir denn sich ausdehnende Ballonhülsen mit selbständigen Flüssigkeitsmassen vergleichen?“ Gewiß, wenigstens in Bezug auf unsere Fragestellung. Denn wie die Flüssigkeiten beherrscht auch die sich dehnende Ballonhülle das Bestreben, sich abzurunden. Die dem Expansionsbestreben des Inhalts Widerstand leistende Elastizität der Ballonhülle tritt an Stelle der Oberflächenspannung der Flüssigkeiten. Die sich abrundenden Hüllen kommen bei ihrem Wachstum mit einander in Berührung und bei den gegebenen oder sich herstellenden Grenzbedingungen gleichen sich ihre Kräfte insoweit aus, daß ein Gleichgewichtszustand nach dem Prinzip der kleinsten Flächen durch Gleiten der einzelnen Wände aneinander entsteht.

Die Elastizität der Ballonhülle wird dabei als gleich angenommen. Es ist dies wohl erlaubt, wenn man die Hüllen vorher genügend durch Aufblasen elastisch macht.

Ebenso ist die bei Anwendung eines geeigneten Schmiermittels ohnedies geringe Adhäsion zur Glaswand als gleich anzunehmen. Vorsichtig muß insofern mit dem Aufblasen verfahren werden, daß alle zu einem Versuche verwendeten Hüllen möglichst annähernd gleich aufgeblasen sind, damit nicht durch einseitig überwiegende Expansion einer einzigen Hülle das Bild getrübt wird. Doch gelingt dies sehr leicht und bei meinen Untersuchungen sind solche Abweichungen nicht zutage getreten.

Es ist offensichtlich, daß man durch Wechseln der Form des Glasgefäßes alle möglichen Variationen hervorbringen kann, dabei bleibt aber immer die Tatsache bestehen, daß die Berührungsflächen Gleichgewichtslagen entsprechen. Ich verweise in Bezug hierauf auf die vor kurzem erschienene Arbeit Giesenhagens,[1]) die solche Versuche zum Gegenstand hat.

Es ist wohl nicht überflüssig, darauf einzugehen, ob denn der Kern keinen Einfluß auf die Stellung der jungen Teilungswand ausübt. Man ist gewöhnt, die Zelle als Elementarorgan des ganzen Organismus anzusehen, und dem Kern als wichtigstem Zentralkörper die größte Bedeutung bei allen Vorgängen in der Zelle zuzuschreiben. Soll er nun gar keinen Einfluß auf die Richtung der Teilungswand haben? Forscher wie Sachs und Zimmermann schreiben ihm ja die größte Rolle auch beim Zustandekommen der Stellung der jungen Zellwand zu.

Wie bereits pag. 4 erwähnt, weist schon Sachs auf den Zusammenhang hin, der zwischen Kernteilung und Wandrichtung besteht, indem er seine Meinung dahin ausdrückt, daß die Kernspindel direkt mit ihrer Äquatorialebene die Richtung angibt, welche die neue Zellwand einnehmen muß. Wenn die endgiltige Lage dieser Stellung nicht entspricht, dann sind „während der Teilung Kräfte in Tätigkeit getreten, welche die Richtung der neuentstehenden Wand von ihrer normalen Lage ablenken". Sachs nahm also an, daß die normale Lage der Zellwand

[1]) Giesenhagen, Die Richtung der Teilungswand in Pflanzenzellen. Flora 1909, Bd. 99, pag. 355.

senkrecht zur Spindelachse liege. Damit kommt Sachs zu derselben Anschauung, wie sie bereits vor ihm Zimmermann[1]) ausgesprochen. Dieser hat seine Ansicht dahingehend geäußert, daß in den häufigsten Fällen die neue Zellwand ganz bestimmt zur Kernspindel gelagert ist, und sich schon lange vor dem Auftreten der neuen Membran aus der Stellung der Kernfigur auf die Lage der zu erwartenden neuen Zellwand schließen lasse.

Diesen Anschauungen Sachs und Zimmermanns steht aber die Tatsache gegenüber, daß bei einer Menge Algen mit mehrkernigen Zellen, z. B. wie bei Cladophora, die neuen Scheidewände nicht in einer Spindel entstehen, und somit hier der Kern keinen Einfluß auf die Stellung der jungen Wand haben kann.

Auch bei Pflanzen, bei denen gewöhnlich vor der Zellteilung eine Kernspindel ausgebildet wird, trifft die Annahme von Sachs und Zimmermann offenbar nicht immer zu. So hat Gerassimow[2]) 1899 in seinen Experimenten gezeigt, daß bei Spirogyra die Zellzweiteilung auch dann ganz normal erfolgen kann, wenn der Kern an der Spindelbildung verhindert wird. Er beeinflußte Zellen während der Teilung so, daß die Spindelbildung unterblieb während die Zellteilung normal ausgeführt wurde. Die regelmäßige Richtung der Teilungswand kommt also auch ohne den Einfluß des Kernes zustande. In den letzten Wochen sind ähnliche Beobachtungen von v. Wisselingh[3]) publiziert worden, der in Algenzellen durch Zentrifugieren die Kerne aus der Mittelstellung entfernte.

Bei den von mir benützten Objekten habe ich nun den Versuch gemacht, den Zusammenhang zwischen Kern und Zellteilungen zu prüfen und bin, wie später eingehend erörtert werden soll, zu der Ansicht gekommen, daß der Kern, d. h. die einmal entwickelte Kernfigur, nach der

---

[1]) „Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle.“ Tübingen 1891, Heft 2, pag. 159 ff.

[2]) Gerassimow. 1901 Bulletin soc. de Nat. de Moscou., pag. 185.

[3]) v. Wisselingh. Beih. z. Bot. Zentralblatt, Bd. XXIV H. 2 pag. 133 ff.

Anlage der Äquatorial-Platte weiter keinen Einfluß auf die endgiltige Lage der Teilungswand ausübt. Es erfolgt vielmehr die Anlage der Teilungswand erst dann, wenn die Lage der Berührungsfläche der Tochterzellen bereits einer relativen Gleichgewichtslage nach den physikalischen Gesetzen entspricht. Ist dies nicht von vornherein der Fall, so erfolgt eine Drehung der Berührungsfläche zur nächsten Gleichgewichtslage hin, ohne daß die Tochterkerne diese Drehung mitmachen, d. h. die Teilungsebene verschiebt sich ohne Mitwirkung der Kernfigur.

III.

a.

Zu meinen Untersuchungen verwendete ich Wurzelspitzen, da in ihnen Zellteilungen häufig sind und ihre Untersuchung verhältnismäßig einfach ist. Als Untersuchungspflanzen dienten Avena sativa, Zea mays, Cucurbita pepo, Pisum sativum und Vicia faba. Die Samen wurden in üblicher Weise in feuchtem Sägemehl zur Keimung gebracht. Nachdem die Wurzeln der Keimpflanzen eine für die Untersuchung entsprechende Ausbildung erlangt, wurden sie in einer Länge von ca. 1 cm abgeschnitten und in Alkohol fixiert.

Der Weg, den ich einschlug, ist der von Strasburger angegebene. Nachdem die Wurzeln verschiedengradigen Alkohol, Toluol-Alkohol, Toluol und Paraffin von annähernd 45° Schmelzpunkt passiert hatten, erfolgte ihre Einbettung in Paraffin von dem Schmelzpunkt von annähernd 52°.

Die Präparate verblieben im Wärmeofen in Paraffin von 52° mindestens $2^1/_2$ Tage, da ich die von Strasburger angegebene Zeit für meine Objekte zu kurz fand. Je länger die Wurzeln im Paraffin verblieben, desto schöner wurden die Schnittbänder.

Die Herstellung der Schnitte erfolgte mit dem Mikrotom in bekannter Weise. Sehr vorteilhaft machte ich mir dabei folgende einfache Vorrichtung zu Diensten. Ich füllte in eine Schale Wasser von der Temperatur von ungefähr 35°, die ich durch Zugießen von heißem Wasser zu erhalten suchte. Die auf das Wasser gelegten Schnittbänder werden durchscheinend und glätten sich ausgezeichnet. Sie werden dann durch einfaches Unterschieben eines Objektträgers herausgehoben. Man kann auf diese Weise sehr rasch arbeiten, was bei dem Glätten auf dem Objektträger nicht der Fall ist.

Die weitere Präparation erfolgte genau nach Strasburgers Angaben. Zur Färbung benutzte ich das Haidenhainsche Hämatoxylinverfahren. Die Präparate wurden zuvor in Eisenoxydammonium (2 Teile auf 100 Teile Wasser) gebeizt, dann nach sorgfältigen Auswaschungen in die Farblösung gebracht. Die Differentiation erfolgte wieder in der Eisenoxydammonlösung. Außer diesem Haidenhainschen Verfahren wendete ich noch die Fuchsinfärbung an, besonders bei Objekten, die nicht zu Dauerpräparaten bestimmt waren.

Was meine Textfiguren anbelangt, so war es mir natürlich nicht möglich, alle beobachteten Schnitte in figura darzustellen; untersuchte ich doch allein bei Vicia faba einige tausend Schnitte. Doch bemühte ich mich, besonders charakteristische Zellbildungen zur Darstellung zu bringen. Dabei möchte ich von vornherein bemerken, daß die Zeichnungen in ihren räumlichen Maßen nicht ganz zuverlässig sind, die Bilder sind halb schematisch gezeichnet und nur zu dem Zweck in die Abhandlung aufgenommen, um die gegenseitige Lage von Kernfigur und Zellwand und von Kernfiguren untereinander vor Augen zu führen. Als Grundlage zu den Kernspindelmessungen und Zellgrößenmessungen, die ich ausführte, sind dieselben aber nicht anzusehen. Ich halte für nötig, dies voraus zu erklären, da sonst leicht Mißverständnisse entstehen könnten.

Untersucht wurden vor allen Dingen ganz normale Wurzeln, wobei ich am meisten Vicia faba verwertete. Ich will im Folgenden darzulegen versuchen, wie die Gewebeverhältnisse bei den von mir erwähnten Wurzeln liegen. Es wird uns dabei besonders interessieren, ob in dem unmittelbar über dem Vegetationspunkt liegenden Wurzelabschnitt Teilungen der Wurzelzellen in allen drei Raumrichtungen vorkommen, welche in der Mehrzahl sind, und wie die Zellzunahme bei den einzelnen Objekten verläuft.

Betrachten wir einen medianen Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Vicia faba oder eine Gramineenwurzel,

so sehen wir, daß schon bald hinter dem Vegetationspunkte die Zellen in Reihen parallel der Längsachse angeordnet sind. Die Zellen teilen sich fast ausschließlich in der Querrichtung, also senkrecht zur Wurzellängsachse, und die neue Teilungswand entspricht fast immer dem Sachsschen Gesetz der rechtwinkligen Schneidung. Doch sieht man bei aufmerksamer Betrachtung des Zellbildes Verschiebungen und Absätze in den Längswänden, mittels deren man die genetische Zusammengehörigkeit der einzelnen Zellgruppen sehr leicht erkennen kann. Darauf weist Giesenhagen (l. c. pag. 54) ausführlich hin bei den

Fig. 1. **Vicia faba.** Vergrößerung ca. 300. Das Bild stammt aus dem inneren Periblem. Man sieht die geradestehenden Kernfiguren, nur in Zelle c ist die Figur leicht verschoben. In den Längswänden sind Absätze erkennbar, mittels deren man die genetische Zusammengehörigkeit der Zellen bestimmen kann.

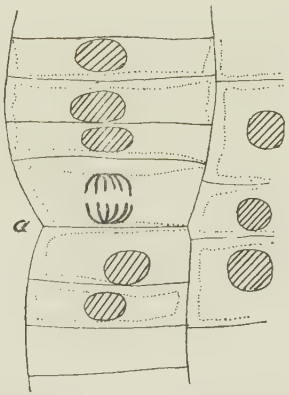


Fig. 2. **Vicia faba.** Äußeres Periblem, Vergrößerung ca. 600; geradestehende Kernfigur. Bei a ist der Wandabsatz zu erkennen.

Wurzeln von Fritillaria imperialis. Ein solcher Absatz im Zellengewebe ist z. B. bei unserer Textfigur 2 ersichtlich bei a, ebenso in dem Zellbild aus dem inneren Periblem von Vicia faba Fig. 1.

Bei meinen Untersuchungen zeigte sich, daß die Zahl der Zellen auf dem Querschnitt der Wurzeln nach

oben zu im allgemeinen nur wenig zunimmt, selbstverständlich, solange nicht die nachträglich erst einsetzende sekundäre Zunahme durch das Cambium stattfindet Daraus folgt nun, daß in den Zellreihen, aus denen die Wurzel zusammengesetzt ist, Teilungen parallel der Wurzellängsachse ziemlich selten sein dürften.

Um festzustellen, ob Radialteilungen in der Avena sativa-Wurzel vorkommen, unternahm ich Zählungen der Epidermis-Zellen auf Wurzelquerschnitten. Auf einen Querschnitt von Hafer, der 1 mm hinter der Wurzelspitze geführt war, zählte ich 62 Epidermiszellen. Auf einem gleichen Schnitt in der Entfernung 3 mm zählte ich 76 Zellen. Auf Schnitten, die weiter oben geführt wurden, fand ich die Zahl nur wenig vermehrt. Sie blieb ziemlich konstant auf 78 stehen.

Bei anderen Zählungen verhielten sich die Zellenzahlen ähnlich, so daß also das angeführte Beispiel als Typus angesehen werden darf.

Daraus ergibt sich nun also, daß im großen ganzen bei Avena sativa in der Epidermis der Wurzelspitze nur eine Teilung herrscht, nämlich die Querteilung, die in ihrer Regelmäßigkeit immer wiederkehrt und dem Zellenbilde die auffallende Klarheit verleiht.

Längsteilungen der Epidermiszellen durch Radialwände sind aber nicht ausgeschlossen. Doch kommen sie nur ausnahmsweise vor und bewirken die geringe Zunahme der Zellenzahl. Tangentialteilungen würden sich mit dieser Zählungsmethode nicht nachweisen lassen. Wenn aber solche vorkämen, würde man doch beim Durchsehen der Zellenbilder aus der Anordnung der Zellen eventuelle Tangentialteilungen bemerken. Mir ist eine solche nicht begegnet. Andere Objekte verhalten sich in diesem Punkte allerdings anders, wie wir später sehen werden.

Auch für die Zellen des inneren Wurzelparenchyms ergibt sich aus der Betrachtung der sukzessiven Querschnitte, daß die Zellenzahlen mit der Entfernung vom

Vegetationspunkte nur wenig zunehmen, so daß also auch für dieses Gewebe angenommen werden muß, daß nur ausnahmsweise Längsteilungen zustande kommen.

Bei Zea mays wird ebenfalls die Zahl der Zellreihen im Querschnitt bei zunehmender Entfernung vom Vegetationspunkt nur sehr unbedeutend vermehrt. Doch werden auch hier sicher Längsteilungen vorkommen; so dürfte auch der mittlere, eine Doppelreihe darstellende Zellkomplex aus dem Periblem der Wurzel von Zea mays in Figur 3 einer Längsteilung seinen Ursprung verdanken, wobei dann die durch die Längsteilung entstandenen beiden Zellen die Querteilung wieder aufgenommen haben, so daß nun aus jeder eine Reihe schmälerer Zellen entstanden ist. Die Zellgruppe ist einige mm vom Vegetationspunkte entfernt. Es wäre eine solche Doppelreihe ihrem Ursprunge nach nicht als Längsteilung zu deuten, wenn sie etwa durch die ganze Wurzel verlaufen und ihre Entstehung dem Umstande verdanken würde, daß die beiden Urzellen der Doppelreihe, genetisch gleichwertig den Urzellen der breiteren Zellreihen, nur durch irgend welche Gründe gehindert gewesen wären, die normale Breite zu erlangen.

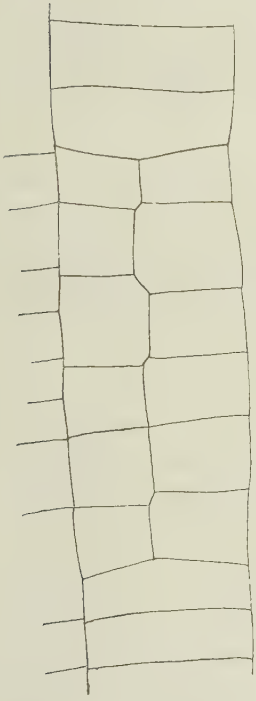


Fig. 3. **Zea mays.** Vergrößerung ca. 600. Erklärung im Text

Bei den dicotylen Wurzeln von Pisum sativum und Vicia faba findet man im allgemeinen in bezug auf die Zellteilungsrichtungen in der wachsenden Wurzelspitze ähnliche Verhältnisse wie bei den behandelten Gramineenwurzeln.

Ein Oberflächenschnitt der Pisum sativum-Wurzelspitze zeigt uns, daß die Zellen wieder auf längere Strecken hin reihenweise verlaufen. Es können daher Längsteilungen

nicht besonders häufig sein. Aber sie sind auch hier nicht ganz ausgeschlossen. So könnte Reihe 3 und 4 der Figur 4 auf eine solche Längsteilung zurückgeführt werden. Doch zeigen die aus der Längsteilung hervorgegangenen Zellen wieder die normale Querteilung. Alle auftretenden Kernteilungsfiguren lassen erkennen, daß es sich um Querteilungen handelt. Bei a in der Reihe 4 ist eine solche Teilung gerade beendet.

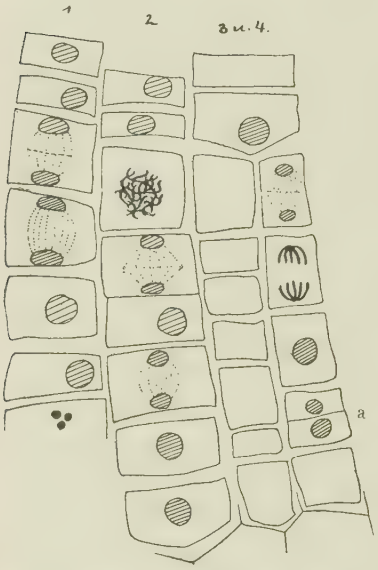


Fig. 4. **Pisum sativum.** Vergrößerung ca. 600. Erklärung im Text.

Auch aus der Betrachtung der Wurzellängsschnitte von Vicia faba ergibt sich ohne weiteres, daß die Querteilung weitaus den häufigsten Fall der Zellteilung bildet. Um nun zahlengemäß festzustellen, wie groß die Teilungsanzahl in den drei Raumrichtungen ist, machte ich. wie bei Avena sat., Wurzel-Querschnitte in verschiedenen Entfernungen von der Wurzelspitze.

Zunächst zählte ich die Zellen am Wurzelumfang, also die Epidermiszellen. Bei der einen Wurzel ergab sich als Mittelzahl aus 3 in 1 mm Entfernung vom Vegetationspunkte genommenen Mikrotomschnitten 406 Epidermiszellen, bei 3 mm Entfernung betrug die Mittelzahl aus mehreren Schnitten 445 Epidermiszellen.

Die Zunahme der Epidermiszellreihen beträgt also hier 39. Bei einer andern Wurzel waren die entsprechenden Zahlen bei 1 mm 450 und bei 3 mm 495. Die Zunahme betrug also hier 45 Zellen. Das Zellbild Figur 5 bei c zeigt uns direkt, wie aus einer Zellreihe durch eine aufgetretene Längsteilung eine Doppelreihe entsteht.

Es ergibt sich also eine deutliche Vermehrung der Zellreihen in der Epidermis um ca. 40 Reihen innerhalb des Wurzelabschnittes von der Länge 2 mm, die nur durch Radialteilung einzelner Epidermiszellen in diesem Abschnitt erklärt werden kann.

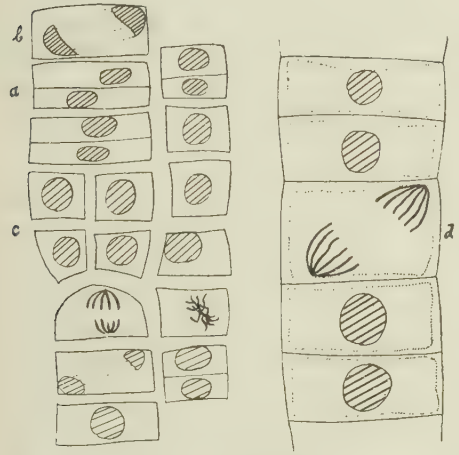
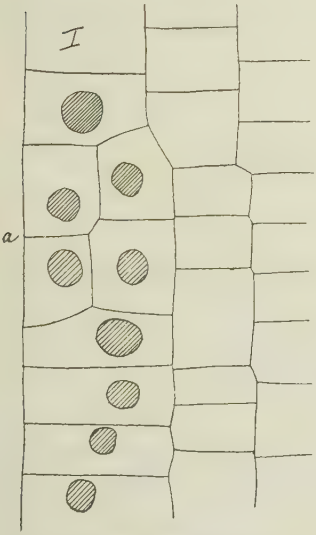


Fig. 5. **Vicia faba.** Vergrößerung ca. 600. Oberflächenschnitte mit schiefstehenden Kernfiguren. c Längsteilung, b und a beinahe gleichgerichtete Achsen der Kerne, d schiefstehende Kernfigur.

Außer diesen Radiallängsteilungen kommen, wenn auch ausnahmsweise, in den Dermatogenzellen der Vicia faba - Wurzel auch tangentiale Längsteilungen vor, während, wie wir früher sahen, diese bei der Gramineenwurzel zu fehlen schienen.



Zellordnung am Rande eines medianen Längsschnittes.

Fig. 6 **Vicia faba.** Tangentiale Teilung im Dermatogen. (I.) ca. 2 mm Schnitt über dem Vegetationspunkt.

Unsere Textfigur 6 zeigt den Fall einer Tangentialteilung im Dermatogen. Die Reihe der breiten Dermatogenzellen I ist bei a unterbrochen durch eine Gruppe von 4 Zellen, die zu zweien nebeneinander liegend die Breite der Zellreihe des Dermatogens ausfüllen. Die Mutterzelle, aus welcher sie durch Teilungen hervorgegangen sind, war ein Glied dieser Reihe, also des Dermatogens. Durch die in ihr aufgetretene tangentiale Längsteilung sind nach erneuter Querteilung zwei neue schmälere Dermatogenzellen entstanden, und zwei weitere Zellen, die zu

Rindenzellen werden. Die Stelle des medianen Längsschnittes, nach dem die Figur mit der Kamera gezeichnet ist, liegt ungefähr 2 mm über dem Vegetationspunkt.

Im Periblem liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch dort sieht man auf größeren Flächen tangentialer und radialer Längsschnitte die Zellen in regelmäßigen Reihen angeordnet, zwischen denen nur hin und wieder auftretende Längswände zu einer Vermehrung der Reihenzahl führen.

Aus meinen Untersuchungen ergibt sich demnach, daß die Mehrzahl der Zellteilungen, welche in den Geweben der untersuchten Wurzeln auftreten, Querteilungen sind. Während bei den Gramineen in der Epidermis tangentiale Teilungen zu fehlen scheinen, kommen radiale Teilungen mitunter vor. Bei den untersuchten dicotylen Wurzeln kommen neben der Querteilung in einer Anzahl von Fällen in der Epidermis auch radiale Längsteilungen vor. Und in vereinzelten Fällen treten tangentiale Teilungswände auf. Auch im Periblem herrschen die Querteilungen vor; Längsteilungen bilden in einer für die verschiedenen Arten verschiedenen Häufigkeit die Ausnahme von der Regel.

b.

Wenn nun die Lage der Zellwand ausschließlich durch die Lage der Kernspindel bedingt wäre, wie das von Sachs und von Zimmermann angegeben worden ist, so müßten die Kernspindeln in dem Gewebe der untersuchten Wurzeln zum weitaus größten Teile parallel der Längsachse des Wurzelkörpers orientiert sein. In einer geringen Anzahl von Fällen müßten quergestellte Spindeln zu finden sein, deren Äquatorialebene in radialer oder tangentialer Richtung orientiert ist. Dies ist aber keineswegs der Fall. Wir treffen wohl häufig die parallel zur Längsachse gerichteten Spindeln. Direkt quergestellte Spindeln sind

außerordentlich selten zu beobachten, viel seltener als die Zahl der konstatierten Längsteilung erwarten ließe. Eine große Anzahl von Spindeln weist eine schiefe Orientierung zur Längsachse der Wurzel auf, während doch schiefstehende Teilungswände, die in gleicher Weise dem Sachsschen und dem von Errera formulierten Gesetze widersprechen würden, in den soeben geteilten Zellen hier nirgends zu beobachten sind. An der Hand unserer Textfiguren soll im folgenden näher auf diese Verhältnisse eingegangen werden.

Bei den Gramineen sind schiefstehende Kernspindeln verhältnismäßig selten und ihre Abweichung von der Lage parallel zur Wurzelachse ist meistens nur gering. Textfigur 7 zeigt ein Bild aus einem Medianschnitt der Haferwurzel. Wir sehen Zellen in verschiedenen Teilungsstadien, die Kernfiguren sind mit ihrer Längsachse senkrecht zur Querrichtung der Zellreihen, die der Richtung der Wurzellängsachse entspricht, angeordnet.

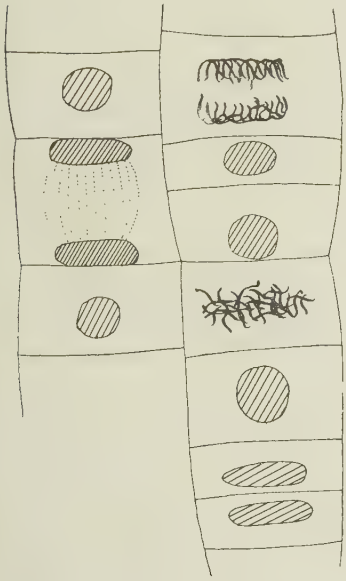


Fig. 7. **Avena sativa.** Vergrößerung ca. 600. Verschiedene Teilungsstadien.

Im allgemeinen begegnet man auch bei Zea mays fast nur geradestehenden Kernfiguren; doch sind die von mir beobachteten Abweichungen der Spindelachse von der Richtung parallel der Wurzellängsachse bei Zea mays schon wesentlich größer. Ich fand Kernfiguren, die bis zu ca. 30° zur Längsachse verdreht waren. Höchst wahrscheinlich kommen aber noch größere Abweichungen vor. Textfigur 8 zeigt neben geradestehenden Kernfiguren in Reihe 1 und 2 auch eine zur Längsachse der Wurzel leicht verdrehte Kernfigur in Reihe 3.

Bei Pisum sativum finden wir neben geradestehenden Teilungsfiguren in größerer Häufigkeit als bei den untersuchten Gramineenwurzeln, solche, die schief zur Längsachse der Wurzel orientiert sind.

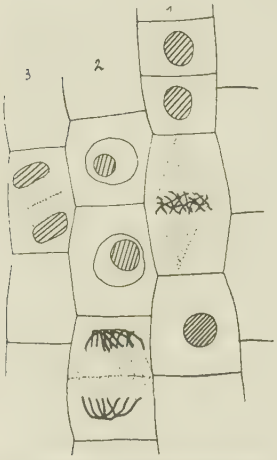


Fig. 8. **Zea mays.** Vergrößerung ca. 600. Bild aus dem Periblem, geradestehende Kernfiguren in verschied. Stadien.

Ein Beispiel normaler Teilung und der Wurzelachse parallel gerichteter Kernspindelachsen bietet uns unser Bild Fig. 4 (pag. 26). Dasselbe gehört dem äußeren Periblem an, die linke äußere Reihe ist das Dermatogen. Der Ansatz der Wände ist rechtwinklig. Reihe 4 zeigt verschiedene Kernteilungsstadien. Bei der obersten Teilung ist schon die Äquatorialplatte, in der später die neue Wand ausgeschieden wird, sichtbar. Der Achse dieser Teilungsfigur gleichgerichtet ist die Kernfigur in der Schwesterzelle. In der folgenden Zelle liegt der Kern zur Teilung vorbereitet in der Mitte der Zelle. Daran schließt sich ein Zellpaar, das eben erst aus einer Teilung entstanden. In der äußersten Periblemreihe 2 finden wir wieder Kernteilungsstadien in verschiedenen Phasen.

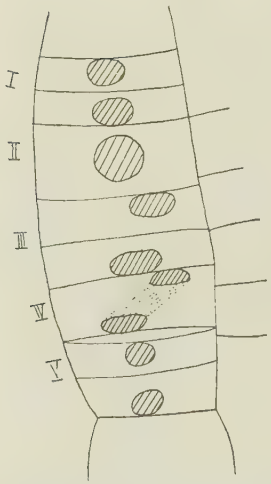


Fig. 9. **Pisum sativum.** Vergrößerung ca. 600. Erklärungen im Text.

Den Nachweis für das Vorhandensein schiefer Kernspindeln liefert unsere Figur 9. Sie stellt einen Oberflächenschnitt der Pisum-Wurzel dar. In der Zelle IV ist die Figur des in Teilung begriffenen Kernes sehr deutlich gegen die Längsachse der Zellreihe verschoben.

Über die Verhältnisse bei Vicia faba geben die Figuren

1, 2, 5 u. 10 Aufschluß. Sie führen uns Kernteilungsstadien aus allen Gewebearten der Wurzel von Vicia faba vor Augen. Ihre Betrachtung lehrt ohne weiteres, daß neben geraden (Figur 1) schiefgestellte Spindeln bei diesem Objekt in allen Geweben der Wurzelspitze vorkommen. Besonders häufig sind die schiefstehenden Spindeln, wie schon Hottes[1]) angibt, in den breiten, flachen Zellen des Periblems.

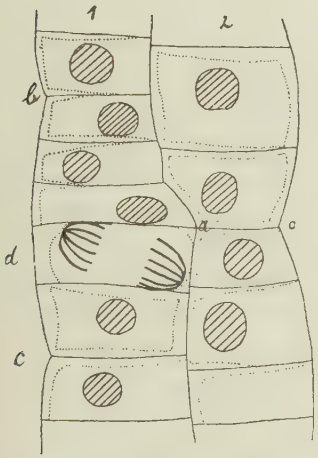


Fig. 10. **Vicia faba.** Vergrößerung ca. 600. Schiefstehende Kernfigur im Dermatogen. Man beachte die Verbindungslinie der Kerne in dem oben anschließenden Zellpaar, ferner die Wandabsätze bei a, b und c.

Da nun diesen schiefstehenden Spindeln nirgends schiefstehende Teilungswände entsprechen, so ist schon damit bewiesen, daß die Richtung der Teilungswand nicht direkt durch die Lage der Kernfigur bedingt ist.

Den beiden Autoren, welche auf die direkte Beziehung zwischen Kernspindel und Zellwand hingewiesen haben, ist nun allerdings nicht entgangen, daß die schiefstehenden Spindeln mit ihrer Annahme nicht vereinbar sind. Und Zimmermann sagt deshalb auch nur, daß die regelmäßige Beziehung zwischen Kernfigur und Zellwand „wenigstens in den häufigsten Fällen“ Geltung habe. Sachs sagt ausdrücklich, daß während des Teilungsvorganges Kräfte auftreten können, welche die Wand verschieben. Er sagt nichts darüber, welcher Natur die die Verschiebung bewirkenden Kräfte sind und es ist auch nicht ersichtlich, ob er in Anlehnung an Erreras Anschauung etwa annimmt, daß die junge Zellmembrame selbsttätig bei dieser nachträglichen Verschiebung mitzuwirken habe.

---

[1]) Hottes „Über den Einfluß von Druckwirkung auf die Wurzeln von Vicia faba“. Bonn, 1901. Inaugural Dissertation.

Auch Giesenhagen ist der Ansicht, daß der Lage der Kernspindel für die erste Anlage der Trennungsfläche die größte Bedeutung zukommt, und nimmt mit Sachs an, daß während des Teilungsvorganges eine Verschiebung stattfinden kann. Diese Verschiebung muß stattfinden in allen den Fällen, in denen die Lage der Kernspindel der nachträglichen Lage der Zellwand nicht entspricht. Die Kräfte, welche die Verschiebung bewirken, sind nach Giesenhagen rein physikalischer Natur, die entstehende Teilungswand und die in ihr etwa vorhandenen Spannungen spielen aber dabei keine Rolle. Er sagt darüber:[1]) „Die Richtung der Teilungswand, deren Auftreten die Zellteilung vollendet, ist bestimmt durch die Lage der Äquatorialebene der Kernfigur, wenn diese Ebene einer relativen Gleichgewichtslage nach den Plateau'schen Regeln entspricht. Nimmt die Äquatorialplatte ursprünglich keine solche Gleichgewichtslage ein, so wird in der Regel vor der Vollendung der Teilungswand, die der Äquatorialebene nächstliegende relative Gleichgewichtslage durch eine Verschiebung der Berührungsfläche der Tochterzellen eingenommen, welche sich als ein rein mechanischer Vorgang aus der Kohäsion der Zellinhaltskörper ursächlich erklären läßt."

Diesen so formulierten Anschauungen entsprechen also auch die Resultate unserer Untersuchungen in den Geweben der Wurzelspitze von Avena sativa, Zea mays, Pisum sativum und Vicia faba, wenigstens insofern, als das häufige Vorkommen schiefstehender Kernspindeln und das gänzliche Fehlen schiefstehender Wände eine nachträgliche Verschiebung der Trennungsfläche mit Sicherheit erweisen.

Wir befinden uns damit in erfreulicher Übereinstimmung mit Hottes (Vergl. pag. 20), der bereits im Jahre 1901 bei Gelegenheit anderer Untersuchungen konstatieren konnte, daß in den Wurzeln von Vicia faba aus schiefstehenden Kernspindeln durch eine Drehung des Phragmoplasten gerade Teilungswände hervorgehen können.

[1]) l. c. pag. 52.

Einen gewissen Einfluß kann man wohl auch bei den von mir untersuchten Objekten dem Kern an dem Zustandekommen der Lage der jungen Teilungswand nicht absprechen.

Wie bereits Hanstein[1]) 1880 angab, wandern die Kerne bei der Vorbereitung zur Zellteilung in die Zellmitte. Diese Angabe kann ich bei meinen Objekten als richtig bestätigen. Ruhende Kerne sieht man in allen möglichen Lagen, wenn auch nicht gerade der Zellwand anliegend; doch liegen alle Kerne, die in der Teilungsvorbereitung begriffen sind, annähernd in der Zellmitte. Besonders deutlich sieht man diese Erscheinung bei den flachen Epidermiszellen von Vicia faba, in denen nicht selten die Kerne gegen die schmalen Seiten hin aus der Mitte heraus verschoben sind. So liegen z. B. in der oberen Hälfte der Dermatogenzellreihe (1) unserer Figur 10 (pag. 31) alle Kerne seitlich in der Zelle, mit Ausnahme des Kernes der obersten Zelle, der, wie schon seine Größe erkennen läßt, sich zur Teilung anschickt.

Auch die Figur 9 (pag. 30) aus der Epidermis von Pisum sativum zeigt in einem mit III bezeichneten Zellpaar die Kerne aus der Zellmitte verschoben, während der große Kern der Zelle II, der sich zur Teilung vorbereitet, annähernd in der Mitte der Zelle liegt. Das Verhalten des Kernes darf also wohl als der Grund dafür angesehen werden, daß beim Eintreten der Kernteilung der Plasmakörper der Mutterzelle in annähernd gleiche Teile zerlegt wird.

Ferner ist auch unverkennbar, daß die Richtung, in der die Trennungsfläche angelegt wird, bestimmt wird durch die Richtung, in der sich die Kernspindel entfaltet. Aber damit ist nun der Einfluß des Kernes auf die definitive Anordnung der Trennungswand erschöpft. Die Berührungsfläche der beiden Tochterplasmen führt ohne die Tochterkerne die Verschiebung zur Gleichgewichtslage aus.

---

[1]) Johannes v. Hanstein, „Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas“, Bonn 1880.

Unsere beiliegenden Figuren 11a und b, welche Oberflächenansichten der Epidermiszellreihen von Vicia faba darbieten, zeigen solche Drehungsstadien. Man sieht dabei noch deutlich die Spindelfasern, und das ganze Gebilde macht den Eindruck einer scherenförmigen Verschiebung. Besonders klar trat diese Verschiebung in einigen Fällen zutage, wo in zwei Schwesterzellen mit schiefen Kernfiguren in der einen die Teilung gerade beendet war, in der andern noch nicht. Obwohl die junge Wand ganz normal angeordnet ist, steht die Verbindungslinie der Tochterkerne schief, gleichgerichtet mit der Spindelachse in der benachbarten Zelle.

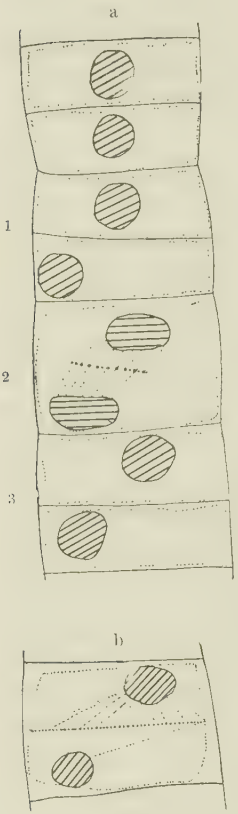


Fig. 11a u. b. **Vicia faba.** Oberflächenansicht der Epidermis an der Wurzelspitze. Erklärung im Text.

In der Figur 11a liegt bei 2 eine Kernfigur, in der bereits die Kernplatte erkennbar ist. Diese Kernplatte liegt aber nicht mehr senkrecht zur Achse der Kernfigur, sondern sie ist deutlich gegen die der normalen Querteilung entsprechende Lage hin verschoben, ohne daß indessen die Gleichgewichtslage bereits erreicht wäre. In der Figur 11b, die ebenfalls eine schiefliegende Kernfigur enthält, ist dagegen die durch die Kernplatte gegebene Trennungsebene bereits in diese Gleichgewichtslage eingerückt. In den Zellpaaren 1 und 3 der Figur 11a ist die Teilung eben beendet, was man im Präparate an den zarten Scheidewänden und auch an den Zellgrößen erkennen konnte.

Wie in 2, so sind offenbar auch in den Zellpaaren 1 und 3 die aus der Zellmitte verschobenen Kerne aus schiefstehenden Spindeln hervorgegangen. Die Trennungs-

fläche und mit ihr die Teilungswand hat ihre definitive Ruhelage eingenommen, während die Kerne die Lage behalten haben, die aus der Lagerung der Spindelachse resultierte.

Wird die Kernfigur durch irgend welche Einflüsse so weit von ihrer normalen Lage abgelenkt, daß ihre Äquatorialebene wesentlich über die Diagonalstellung hinaus verschoben ist, so ist die der Äquatorialebene nächstliegende Gleichgewichtslage der Berührungsfläche der Tochterzellen die Ebene senkrecht zur Querwand, und die sich bildende Teilungswand wird eine die Querwände der Zellreihen rechtwinklig schneidende Längswand sein.

Während also angenommen werden muß, daß der größte Teil schiefstehender Kernspindeln zu normalen Querteilungen führt, werden wir doch einen Teil der Längsteilungen, deren Vorkommen wir früher nachgewiesen haben, auf stark abgelenkte Kernfiguren zurückzuführen haben, umsomehr, als wirklich querstehende Kernfiguren, deren Äquatorialebene direkt der Richtung einer Längswand entspricht, nur ganz ausnahmsweise beobachtet werden können. So dürfen wir wohl annehmen, daß in Figur 10 (pag. 31) in der Zelle d die schiefstehende Kernteilungsfigur zu einer Längsteilung geführt haben würde.

Wir können demnach als Ergebnis unserer Betrachtungen ansehen, daß die Lage des Kernes in der sich teilenden Zelle bestimmt, wo und in welcher Richtung die Trennungsfläche zwischen den beiden Tochterzellen angelegt wird. Die Trennungsfläche behält die ihr dadurch gegebene Lage unverändert bei, wenn sie einer Gleichgewichtslage entspricht. Ist dies aber nicht der Fall, so verschiebt sich die Berührungsfläche der beiden Tochterplasmen ohne weiteren Einfluß der Kernfigur resp. der Tochterkerne in die endgiltige Stellung.

IV.

Im letzten Abschnitt des Kapitels III habe ich die gewöhnliche Lage der Kernfigur und ihre Ablenkung bei meinen Untersuchungspflanzen behandelt. Im folgenden Kapitel wollen wir auf die Gründe eingehen, welche eine Schiefstellung der Kernfigur bedingen können.

Nach meinen Untersuchungen ergibt sich als ein Hauptgrund zur Schiefstellung der Kernfigur der Raummangel. Die Kernfigur braucht zu ihrer normalen Entfaltung einen bestimmten Raum. In Zellen, deren kleinster Durchmesser die normale Größe der Kernfigur erreicht oder übertrifft, wird also die sich entwickelnde Kernspindel in jeder beliebigen Lage Platz finden. Wenn aber in einer oder mehreren Richtungen der Durchmesser der sich teilenden Zelle geringer ist als die normale Länge der Kernspindel, so kann die sich entwickelnde Kernfigur ihre Achse nicht in der Richtung dieser kleineren Durchmesser normal entfalten, und sie gewinnt den nötigen Raum durch eine seitliche Verschiebung.

Im Folgenden will ich an der Hand einiger Tabellen zeigen, daß die Kernspindellängen bei den von mir untersuchten Objekten ziemlich konstant sind, während die Ausmaße der Zellen wechseln und in zahlreichen Fällen hinter der Dimension der Spindelachse zurückbleiben.

Zellen, welche in der Richtung senkrecht zur Längsachse der Wurzel geringere Ausdehnung besitzen als die Kernspindelachse, treffen wir besonders häufig im Periblem und im Dermatogen der Wurzeln an. Es soll nun zunächst durch Messungen gezeigt werden, daß die Länge der Kernspindelachse in der einzelnen Pflanzenart ziemlich konstante Werte aufweist. Die nachstehende Tabelle gibt eine Anzahl von Kernspindelgrößen nach direkten Messungen im Periblem der Wurzel von Avena sativa.

Es wurden zur Messung nur solche Kernfiguren ausgewählt, in denen die Lage der Spindelpole deutlich erkennbar war. Für jedes Objekt wurden aus der Mikrotomschnittserie 6 Kerne zur Messung herausgesucht, deren Maße in μ angegeben in einer Horizontalreihe der Tabelle nebeneinanderstehen. Die 4 Horizontalreihen entsprechen also den Befunden an 4 verschiedenen Wurzeln von Avena sativa. Für jede Wurzel ist der Mittelwert der Spindellänge besonders berechnet und in der vorletzten Kolonne der Tabelle angegeben. Aus diesen Mittelwerten wurde das Gesamtmittel zu 13,9 μ berechnet. Abweichungen von diesem Durchschnitt nach oben und nach unten erreichen höchstens etwa 2 μ.

Avena sativa.

Wurzel No.	Achsenlänge in μ						Mittel	Gesamtmittel
1	16	12	16	14	13	12	13,8	13,9
2	12	16	15	16	16	14	14,8	
3	14	12	13	12	16	16	13,5	
4	14	14	15	12	12	15	13,6	

Bei Zea mays ist die Länge der Kernspindel durchschnittlich etwas geringer, aber ebenfalls ziemlich konstant.

Ueber die Spindellängen im Periblem von Pisum sativum gibt die nachstehende Tabelle Aufschluß, deren Zusammenstellung und Anordnung die gleichen sind, wie bei der obenstehenden Tabelle:

Pisum sativum.

Wurzel No.	Achsenlänge in μ						Mittel	Gesamtmittel
1	16	17	16	16	16	16	16,2	16,4
2	16	19	18	16	16	16	16,8	
3	16	16	16	16	16	16	16,0	
4	19	17	15	16	17	16	16,6	

Wir sehen, daß hier die Durschnittsgröße der Spindellängen diejenige der vorher behandelten monocotylen Wurzeln übertrifft, daß sie aber ebenfalls ziemlich konstant ist. Die Abweichungen von dem berechneten Mittel 16,4 μ betragen nach oben wie nach unten weniger als 3 μ.

Auch bei Vicia faba haben wir trotz sehr verschiedener Zellgrößen konstante Spindellängen. Ich habe diesbezügliche Messungen bei Vicia faba in verschiedenen Geweben ausgeführt und Spindellängen und Zellgrößen gegenübergestellt. Es beleuchtet diese Gegenüberstellung am besten, wie Kernspindellänge und Zellgröße von einander ganz unabhängig sind. Die Zahlen in folgender Tabelle geben die Größe der Polentfernung der Kerne in der Wurzelepidermis von Vicia faba in μ an.

Wurzel No.	Achsenlänge in μ						Mittel	Gesamtmittel
1	16	18	22	19	21	21	19,5	18,3
2	20	17	16	22	17	18	18,3	
3	18	19	18	16	16	17	17,3	
4	16	18	16	19	20	20	18,1	

Das Gesamtmittel berechnet sich auf 18,3 μ. Abweichungen nach unten differieren um höchstens 2,3 μ. Nach oben kommen Abweichungen bis zu 3,7 μ vor. Das mag damit zu erklären sein, daß bei dem für die Messungen benutzten Teilungsstadium der Kerntonne der Spindelpol häufig von den Tochterkernchromosomen überlagert wird. Die gemessene Länge der Kernfigur von den äußersten chromatischen Elementen an dem einen Pol bis zu denen am andern Pol ist dann in der Tat etwas größer als die wirkliche Polentfernung. Natürlich können auch bei aller Sorgfalt die Messungen nicht absolut genau ausgeführt werden, kleine, auf Rechnung der Messungsfehler kommende Ungenauigkeiten können aber das Gesamtresultat nicht verwischen, daß der Kernfigur eine gewisse Durchschnittsgröße zukommt.

Die geringen Schwankungen, welche bei einer Pflanzenart in bezug auf die Spindelgröße konstatiert worden

sind, stehen nun mit dem Größenverhältnis der Zellen keineswegs in direktem Zusammenhang, vielmehr muß die Länge der Spindelachse als eine individuelle Eigenschaft des Kernes angesehen werden, die durch die Zellgröße oder was dasselbe sagt, durch die Größe der Plasmamenge nicht beeinflußt wird. Der Nachweis, daß die Dimension der Kernfigur unabhängig ist von der Zellgröße, steht in scheinbarem Widerspruch mit der Strasburgerschen Arbeit: „Über die Wirkungssphäre des Kerns und die Zellgröße.“[1]) Strasburger maß vor der Teilung stehende, ausgewachsene Zellen im Scheitelmeristem des Sprosses, der Blüten und Wurzeln verschiedener Pflanzen, ebenso den Durchmesser der Kerne im ruhenden Zustande So fand Strasburger die Zellgröße im Meristem des Vicia faba-Sprosses zu 0,0166 mm, die Größe des ruhenden Kernes zu 0,011 mm. Strasburger leitete bei allen untersuchten Pflanzen (40 Arten) das Verhältnis zwischen ruhendem Kern und Zellgröße zu 2:3 ab. Bei unseren Zählungen habe ich die Zellgröße im allgemeinen im Wurzelmeristem etwas größer und im spezifisch differenzierten Periblem bis zu großen Abweichungen gefunden. „Doch läßt sich denken,“ wie Strasburger pag. 118 sagt, „daß die Größe der embryonalen Zellen durch die Häufigkeit des Teilungsvorganges beeinflußt wird.“ Unsere Messungen beziehen sich auf die bereits spezifisch differenzierten Zellen des Periblems und auf die Spindellänge des sich teilenden Kerns. Hier läßt sich allerdings kein konstantes Verhältnis zwischen Kernspindellänge und Zellgröße ableiten, sondern die Spindellänge bleibt innerhalb ganz geringer Grenzen bei jeder Größe der sich teilenden Zelle konstant, ohne Einfluß des Verhältnisses des Kernplasmas zum Zellplasma. In der nachfolgenden Tabelle sind 40 Messungen zusammengestellt, die an Periblemzellen von Vicia faba vorgenommen worden sind. In der Tabelle sind nebeneinander die Größe der Zelle in der Richtung parallel zur Längsachse der Wurzel und die Größe der in ihr entwickelten Kernfigur angegeben.

[1]) Jena 1893 pag. 114.

Länge der Zelle	Länge der Spindel	Länge der Zelle	Länge der Spindel	Länge der Zelle	Länge der Spindel	Länge der Zelle	Länge der Spindel
20	18	20	19	17	16	22	20
16,5	16	23	19	**18**	**20**	32	20
16	**17**	20	16	28	18	**20**	**21**
24	20	22	18	**14**	**18**	20	19
18	16	28	20	22	18	**12**	**17**
18	17	18	17	40	18	17	16
22	18	**14**	**18**	22	18	26	19
22	20	20	16	**16**	**18**	22	21
16	**18**	22	16	20	17	24	18
18	17	40	19	**14**	**18**	18	16

Aus der obigen Zusammenstellung ergibt sich, daß die größten gemessenen Zellen mit einem Durchmesser von 40 μ nur Kerne von 18 resp. 19 μ Spindellänge beherbergen, während die größte gemessene Spindellänge mit 21 μ einmal in einer Zelle von 22 μ Länge auftritt, ein zweites Mal in einer Zelle, deren Durchmesser in der Längsrichtung der Wurzel nur 20 μ betrug. In letzterem Falle war selbstverständlich die Kernfigur nicht parallel zur Längsachse orientiert, sondern in einer dazu schiefen Richtung, in welcher der Zellhohlraum für sie den erforderlichen Platz darbot.

Die aufrechte Stellung der Kernspindelachse, die ja der am häufigsten auftretenden Teilungsrichtung der Zelle entsprechen würde, ist also in diesem Falle ausgeschlossen. Wir können sagen, die Schiefstellung der Kernfigur wird durch den Raummangel erzwungen. Dieselbe Erwägung ergibt sich in den 40 Fällen, welche die Tabelle behandelt, noch weitere 8 mal, die durch Fettdruck hervorgehoben sind, so daß also hier fast in einem Viertel aller Beobachtungen die normale Geradestellung der Kernfigur durch den Raummangel in der Zelle ausgeschlossen wird.

Das Aussehen der Tochterkernchromosomen in diesen Fällen erweckt oft direkt den Eindruck, als ob die Kernspindel bei ihrer Entfaltung der durch die Raumverhältnisse

bedingten Drehung einen gewissen Widerstand entgegensetzt. Die am Spindelpol versammelten Chromosomen sind scheinbar gewaltsam gegen die Zellwand gepreßt und die Lagerungsverhältnisse derselben zeigen nicht die sonst wahrnehmbare Symmetrie zur Längsachse der Kernspindel. Die schematischen Figuren lassen dies zum Teil erkennen. (Siehe zum Beispiel Figur 5 in der Zelle b pag. 27 oder deutlicher in Fig. 9 pag. 30 in Zelle IV.)

Schiefstellung der Kernfigur trat nun außerdem auch noch in anderen Fällen auf, bei denen ein Raummangel in der Richtung der normalen Kernstellung nicht vorhanden war. Es muß also offenbar auch noch andere Gründe geben, die eine Ablenkung der Kernfigur von der der normalen Querteilung entsprechenden Stellung bedingen.

Giesenhagen[1]) sagt darüber: „Wo ein intensiveres Wachstum des Protoplasmas stattfindet, können die damit verknüpften Umlagerungen den Grund zur Verschiebung der Kernspindel bilden, besonders die Entstehung von Vakuolen oder geformten Einschlüssen des Protoplasmas werden eine Verrückung der Kernlage herbeiführen müssen. Und wenn das Wachstum der Zellen vorwiegeud oder ausschließlich in einer Richtung stattfindet, so mag dadurch auch eine bestimmte Orientierung der auftretenden Kernfigur zu der Wachstumsrichtung bedingt werden."

Außerdem besitzt der Kern selbst eine Eigenbewegung.[2]) Wie wir früher schon betont haben, wandert ein nicht in der Mitte der Zelle liegender Kern vor dem Eintritt in die Kernteilung zur Zellmitte hin. Wenn diese Wanderungen auch in den jungen teilungsfähigen Zellen nicht so bedeutend wie in älteren Zellen sein mögen, können sie doch eine Verschiebung der Kernfigur aus ihrer gewöhnlichen Orientierung bedingen.

Hierher gehören wohl viele, wenn nicht die meisten der Fälle, in denen die Kernfigur in der Zelle genügend Raum zur Entfaltung hat und trotzdem geneigt ist. Da-

---

[1]) Giesenhagen. l. c. pag. 38 ff.

[2]) Hanstein. „Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas". Bonn 1880.

bei ist ohne weiteres ersichtlich, daß eine derartige Beeinflussung der Lage der Kernspindel zu einer viel weiter gehenden Ablenkung von der aufrechten Stellung führen kann, als durch den Raummangel veranlaßt werden könnte. Denn es läßt sich rechnerisch zeigen, daß die erzwungene Ablenkung der Kernspindelachse auch dann noch nicht den Wert von 45° erreicht, wenn, wie im extremsten Falle unserer Tabelle die Zellgröße 12, die Kernachsenlänge 17 μ beträgt

Eine Ursache für solche Veränderungen der Kernlage, durch Wanderung des Kernes resp. Verschiebung im Protoplasma, mag wohl auch gelegentlich in äußeren Umständen gegeben sein, insbesondere in dem mechanischen Druck oder Zug, dem die Zellen im wachsenden Gewebe ausgesetzt sind. Einseitige Beleuchtung, einseitige Sauerstoffzufuhr, endlich auch Wundreiz, dürften gelegentlich die Lage des Kernes und die Orientierung der sich bildenden Kernfigur beeinflussen. Giesenhagen führt dafür folgende in der Literatur gegebene Beobachtungen an, die in seiner bereits öfters erwähnten Abhandlung ausführlich erörtert sind, und hier nur kurz erwähnt sein mögen.

So haben Stahl[1]) und Kolderup Rosenvinge[2]) bei verschiedenen Objekten gezeigt, daß die Achsen der Kernspindel sich bestimmt zur Richtung des einfallenden Lichtes orientiert. Diese Untersuchungen wurden von Winkler[3]) bestätigt und erweitert.

Auch mechanische Einwirkungen auf die Zellen, ungleichmäßiger Druck oder Zug können eine Verschiebung der Teile des Inhalts aus der ursprünglichen Lage herbeiführen, und dadurch die räumlichen Beziehungen der

---

[1]) Stahl, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. III, pag. 334.

[2]) Kolderup Rosenvinge, Revue générale de Botanique T 1 1889, pag. 53.

[3]) Winkler, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1900, pag. 297.

Achsen der aufeinanderfolgenden Kerngenerationen beeinflussen. Auch dafür finden sich bei Giesenhagen ausführlichere Angaben.

Kny[1]) setzte 1896 keimfähige Sporen von Equiseten zwischen zwei Spiegelglasplatten unter hohen Druck, und zwar so, daß ein Teil dieser Sporen direkt zerquetscht wurde. Dann ließ er einseitige Beleuchtung auf die Sporen einwirken und fand, daß die Kernfiguren der nicht zerquetschten, aber offenbar stark gedrückten Sporen sich nicht wie unter normalen Umständen in die bestimmte Lage zum Lichte stellen, sondern daß sie durch den Druck in eine andere Lage gezwungen werden.

Um den Einfluß von Zug auf die sich teilende Zelle zu studieren, benutzte Kny Gewebestreifen der Kartoffelknolle, deren Zellen durch Biegen des Streifens gedehnt waren. Bei dem Wundgewebe, das sich nun an der Oberfläche des Streifens bildete, entstanden anstatt der periklinen, normalen Abschlußwände reichlich antikline Wände in den Zellen.

Nêmec[2]) hat in neuerer Zeit Knys Versuche mit der Kartoffelknolle wiederholt, und das Resultat derselben in ganzem Umfange bestätigt.

Bei den Kartoffelstreifen zeigte sich dabei im allgemeinen, daß bei Zellteilungen die Trennungsflächen und mit ihnen die Scheidewände, sich in die Richtung des Druckes und senkrecht zur Richtung des Zuges zu stellen suchen. 1901 veröffentlichte Hottes[3]) seine bereits zitierte Arbeit, in der er angibt, daß mechanische Einwirkungen auf die Wurzel die Stellung der Kernfiguren beeinflussen können. Bei eingegipsten Wurzeln von Vicia faba, die also einen seitlichen Druck auszuhalten hatten, stellten sich die Kernfiguren in den langen schmalen Zellen des Pleroms senkrecht zur Längsachse der Wurzel, also in die Richtung des Drucks.

---

[1]) Kny, Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Bd. XIV. 1896. pag. 380.

[2]) Nêmec, „Über Kern- und Zellteilung bei Solanum tuberosum“. Flora 1899, pag. 214.

[3]) Hottes, l. c., pag. 36.

Die Lage, welche der Kernspindel durch Zug und Druckkräfte aufgenötigt wird, ist also für den einzelnen Fall verschieden und nicht im voraus zu bestimmen.

Ich war der Ansicht, daß man an Cucurbita Pepo leicht den Einfluß des Druckes auf die Anordnung der Teilungswände in den Geweben werde beobachten können. Nachdem die Samenschale gesprengt ist, wird nämlich am Keimling der Kürbiswurzel in Berührung mit der einen Klappe der Samenschale ein Wulst gebildet, der anscheinend das Resultat eines Druckreizes ist und dessen Bildung unterbleibt, wenn künstlich die Samenschale frühzeitig von der Keimpflanze entfernt wird. Ich erwartete nun, daß in dem Wulste die Zahl der Zellreihen wesentlich vermehrt sein müßte, daß also gewissermaßen in demselben infolge des Druckes zahlreiche quergestellte Kernfiguren zu beobachten sein würden.

Bei meinen Untersuchungen erlebte ich allerdings eine Enttäuschung. Zellzählungen senkrecht zur Längsachse auf medianen Längsschnitten durch das hypocotyle Glied mit dem Wulste ergaben nämlich, daß die Zahl der Zellreihen nicht vermehrt ist. Bis zum axilen Teil der Wurzel zählte ich auf dem erwähnten medianen Längsschnitt oberhalb und unterhalb des Wulstes je 26 Zellen und in der Mitte des Wulstes ebenfalls 26 Zellen senkrecht zur Wurzellängsachse. Im Anfangszustand zeigen die Längszellreihen des Wulstes noch wenig Ausbuchtung und sind sehr protoplasmareich; diese Auswölbung wird immer mehr gesteigert, bis sie den Zustand erreicht, der ja makroskopisch leicht wahrnehmbar ist. Wir haben es also nur mit einer Wachstumserscheinung der einzelnen Zellen zu tun.

V.

Als 1878 Kienitz Gerloff in seiner bereits zitierten Arbeit auf die erst kurz zuvor veröffentlichten Ansichten Sachs' „Über Zellteilung und Wandstellung" zu sprechen kommt, macht er als Haupteinwand gegen die Sachs'sche Formulierung des Problemes geltend, daß Sachs so wenig Wert „auf die Vererbung und infolge dessen auf die systematische und genealogische Bedeutung der Zellteilung legt". Kienitz Gerloff weist dabei hauptsächlich in seiner Arbeit auf jene Vorkommnisse hin, in welchen in gewissen Zellen die Teilungsrichtung „direkt wechselt, und keineswegs rein mechanisch erklärt werden kann". Wir müssen annehmen, daß in diesen Fällen auch die Lage der Kernfigur bei den aufeinanderfolgenden Teilungen aus inneren Gründen eine wechselnde ist.

Ähnliche Anschauungen lassen sich aus den Ergebnissen der Untersuchungen Juels[1]) ableiten. Juel zeigte, daß in den Basidien gewisser Basidiomyceten die aufeinanderfolgenden Kernteilungsfiguren in gekreuzten Richtungen entwickelt sind. Und Juel sagt ausdrücklich: „Da die Lage der Kernspindel in diesen Basidien nicht durch sichtbare Ursachen erklärt werden kann, so muß dieselbe eine vererbte Eigenschaft sein."

Giesenhagen hat in seinem bereits zitierten Werke die Vermutungen der beiden Forscher bestätigt und den Versuch gemacht, die Erscheinungen ursächlich zu begründen. Nach seiner Ansicht kommt dem Kern auch im Ruhezustand in den meisten Fällen eine polare Organisation zu in der Art, daß er sich nur in einer einzigen, bestimmten Richtung mitotisch teilen kann. Die Ergebnisse meiner

---

[1]) Juel, „Die Kernteilungen in den Basidien", Pringsh. Jahrb. 1898, Bd. XXXII.

Untersuchung sind geeignet, die von Giesenhagen aufgestellte Hypothese zu stützen.

Denn wenn sich ergeben hat, daß in den Geweben der Wurzeln Längs- und Querteilungen vorkommen können, so ergibt sich daraus, mit Rücksicht auf unsere Anschauung, die wir über die Aufsuchung der Gleichgewichtslage der Trennungsfläche gewonnen haben, daß den Kernen der Wurzelzellen die erbliche Befähigung innewohnt, ihre Kernachse in dieselbe Richtung zu stellen, in der auch die Achse des Mutterkernes orientiert war. Mit anderen Worten ausgedrückt: „Die aus dem Mutterkern mit aufrechtstehender Spindel hervorgegangenen Tochterkerne haben auch im Zustand der Ruhe eine polare Organisation, durch welche bestimmt wird, daß beim nächstfolgenden Teilungsschritte die Kernspindel wiederum die senkrechte Lage einnimmt, vorausgesetzt, daß die Kernfigur in dieser Richtung im Hohlraum der Zelle den nötigen Raum findet, und vorausgesetzt ferner, daß nicht inzwischen der Kern aus seiner ursprünglichen Lage verschoben oder verdreht worden ist, oder vorausgesetzt endlich, daß nicht durch äußere Reize wie Lichtrichtung, Zug und Druck u. a. m. die Kernfigur aus ihrer Richtung abgelenkt wird."

Man kann im Zusammenhang damit an die Arbeit von Marquette[1]) erinnern, welcher ohne die Ansichten Giesenhagens über die Polarität des Zellkernes zu kennen, auf anderem Wege zur Annahme einer in der Zelle wirksamen Polarität gekommen ist. Die mit Centrosomen ausgestatteten Kerne der Tiere und niederen Pflanzen lassen außerdem auch im Ruhezustand in der Lage der Centrosomen eine solche Polarität erkennen. Nach dem Ergebnis der Untersuchungen, die bisher über die Polarität des Zellkernes in Pflanzen angestellt worden sind, darf man nicht daran zweifeln, daß auch in denjenigen Fällen, in denen Centrosomen nicht nachweisbar sind, in der Substanz des Kernes eine polare Organisation fixiert ist.

---

[1]) Marquette, „Manifestations of Polarity in Plant Cells which are apperently without Centrosomes.

Aus meinen Untersuchungen glaube ich folgende allgemeine Sätze ableiten zu dürfen:

1. In den Wurzelspitzen von Avena sativa, Zea mays, Pisum sativum und Vicia faba teilen sich die aus dem Vegetationspunkte hervorgegangenen Zellen vorwiegend senkrecht zur Wurzelachse, doch kommen gelegentlich auch Längsteilungen vor. Die Teilungswände setzen sich senkrecht an die Mutterzellwand an.

2. Die Kernteilungsfiguren stehen der vorwiegenden Querteilung entsprechend aufrecht. Schräg stehende Kernfiguren weichen im allgemeinen nur in einem spitzen Winkel von der aufrechten Stellung ab. Ausnahmsweise kommen auch andere Lagen der Kernspindel vereinzelt vor.

3. Die sich entwickelnde Kernfigur hat bei den verschiedenen Pflanzenarten verschiedene, aber bei der einzelnen Pflanzenart konstante Spindellänge.

4. Ein großer Teil schiefgestellter Kernspindeln erklärt sich daraus, daß in der betreffenden Zelle der Raum zur Senkrechtstellung für die in normaler Größe sich entwickelnde Kernfigur nicht ausreicht. Außerdem kann Schiefstellung der Kernfigur infolge von Umlagerungen im Protoplasma oder von äußeren, zum Teil unkontrollierbaren Einflüssen zustande kommen. Insbesondere kommen Zug- und Druckwirkung in Betracht.

5. Die Zellteilung bei schiefgestellter Kernfigur wird ebenso wie bei aufrechter Kernstellung durch eine rechtwinklig an die Mutterzellwand ansetzende Teilungswand abgeschlossen, indem während der späteren Stadien der Kernteilung die Platte aus ihrer Lage senkrecht zur Spindelachse in die Lage senkrecht zur Mutterzellwand sich verschiebt.

6. Diese Verschiebung läßt sich einwandfrei erklären aus dem Einfluß der hydromechanischen Kräfte. Die

Tochterkerne sind bei der Drehung der Kernplatte zur Aufsuchung der endgiltigen Lage nicht beteiligt.

7. Die Tatsache, daß die Kernfigur in den Gewebezellen der Wurzelspitze senkrecht oder nahezu senkrecht gestellt ist und nur ausnahmsweise durch äußere Kräfte in eine abweichende Lage gezwungen wird, weist auf eine, dem Kern bei seiner Entstehung vom Mutterkern überkommene, also gewissermaßen erbliche Eigenschaft hin. Es steht nichts im Wege, diese Eigenschaft des Kernes aus einer polaren Organisation seiner körperlichen Substanz zu erklären, die, obgleich im ruhenden Kerne nicht wahrnehmbar, bei jedem Kernteilungsschritte die Richtung bestimmt, in der die Kernfigur ihre Längsachse entwickelt.

Vorliegende Arbeit wurde während der 3 Semester S. S. 1907, W. S. 1907/08, S. S. 1908 im Botanischen Institut der Kgl. Techn. Hochschule angefertigt.

Es möge mir hier gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Giesenhagen, für die allzeit bewiesene freundliche Anleitung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Außerdem fühle ich mich Herrn Dr. K. Harster, Assistenten am Botanischen Institut, für seine freundliche Hilfe zu großem Danke verpflichtet.

Karl Habermehl.